

DER EINFLUSS
VON BELEUCHTUNGSSTÄRKE UND TEMPERATUR
AUF DIE TAGESPERIODISCHE LAUFAKTIVITÄT
DES MEHLKÄFERS, *TENEBRIO MOLITOR* L.

INAUGURALDISSERTATION
ZUR
ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER
HOHEN NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER
LUDWIG-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT
MÜNCHEN

VORGELEGT VON
MICHAEL LOHMANN AUS MÜNCHEN

1964



1. Berichterstatter: Priv.-Doz. Dr. Maximilian Renner

2. Berichterstatter: Prof. Dr. Hansjochem Autrum

Tag der mündlichen Prüfung: 22. Juli 1964

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

DER EINFLUSS
VON BELEUCHTUNGSSTÄRKE UND TEMPERATUR
AUF DIE TAGESPERIODISCHE LAUFAKTIVITÄT
DES MEHLKÄFERS, *TENEBRIO MOLITOR*, L. *

Von

MICHAEL LOHMANN

Mit 17 Textabbildungen

(Eingegangen am 29. Juni 1964)

Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. Einleitung	341
1. Übersicht und Fragestellung	341
2. Begriffsbestimmungen	344
II. Material und Methode	345
1. Die Versuchstiere	345
2. Versuchsraum und Aktograph	346
3. Registrierung und Auswertung	347
III. Ergebnisse	350
1. Der Einfluß der Beleuchtungsstärke	350
a) Die Spontanfrequenz, S. 350. b) Die Phasenwinkeldifferenz, S. 352.	
c) Die Aktivitätsmenge, S. 355. d) Das $\alpha:\varrho$ -Verhältnis, S. 358.	
2. Der Einfluß der Temperatur	360
a) Die Spontanfrequenz, S. 360. b) Die Phasenwinkeldifferenz, S. 362.	
c) Die Aktivitätsmenge, S. 364. d) Das $\alpha:\varrho$ -Verhältnis, S. 368.	
3. Wechselwirkungen von Licht und Temperatur im synchronisierten Zustand	369
4. „Übergangszyklen“ oder „Transients“	372
IV. Diskussion	376
Zusammenfassung	384
Summary	385
Literatur	387

I. Einleitung

1. Übersicht und Fragestellung

Tagesperiodische Vorgänge sind im Reich der Organismen weit verbreitet. Sie treten bei Pflanzen in ebenso mannigfaltiger Weise auf wie bei Tieren und beim Menschen. Als Ursache der biologischen Tagesperiodik nimmt man heute nahezu allgemein im Organismus selbst

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München. Die Arbeit wurde durch Mittel unterstützt, die Herrn Dr. RENNER durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft zur Verfügung standen, sowie, über Herrn Prof. v. FRISCH, durch Mittel der Rockefeller Foundation.

ablaufende (endogene) Vorgänge an. Diese endogene Natur der Tagesperiodik geht insbesondere aus Frequenzabweichungen von der natürlichen 24-Std-Periodik unter konstanten Beleuchtungs- und Temperaturbedingungen hervor. Man spricht daher auch von der „circadianen“¹ Periodik.

Unter periodischen Umweltsbedingungen, wie sie natürlicherweise durch den Tag-Nacht-Wechsel gegeben sind, ist die endogene Periodik der Organismen diesem exogenen Rhythmus der Erdrotation angepaßt. Äußere Faktoren, die solchermaßen die biologische Tagesperiodik zu synchronisieren vermögen, werden „Zeitgeber“ (ASCHOFF 1951) genannt. Die wichtigsten Zeitgeber sind Beleuchtung und Temperatur.

Es sind vor allem zwei Wege, die zur Erforschung der physiologischen Grundlagen der circadianen Periodik beschritten werden. Der eine Weg besteht darin, mit anatomischen und biochemischen Methoden organische Strukturen und Funktionen nachzuweisen, die eine tagesperiodische Steuerfunktion ausüben können. Der andere Weg beruht darin, tagesperiodische Vorgänge des Gesamtorganismus zu studieren. Die bisher untersuchten Phänomene reichen von der Konjugations- und Lumineszenz-Periodik von Einzellerpopulationen bis zur Aktivitätsperiodik von Säugetieren. Die gebräuchlichsten Methoden zur experimentellen Beeinflussung tagesperiodischer Vorgänge sind die Veränderung der Beleuchtung und der Temperatur sowie die Anwendung von Pharmaka.

Die vorliegende Arbeit enthält vergleichende Untersuchungen über den Einfluß von Licht und Temperatur auf die lokomotorische Aktivitätsperiodik des Mehlkäfers, *Tenebrio molitor*. In der natürlichen Umgebung der meisten Organismen spielen Licht und Temperatur eine hervorragende Rolle für die biologische Tagesperiodik. Ihr Einfluß wurde denn auch bisher am gründlichsten untersucht, so daß heute bereits allgemeine Aussagen über die Abhängigkeit der Frequenz biologischer Rhythmen von diesen Faktoren möglich sind: Nach ASCHOFF (1960) ist die Frequenz unter konstanten Bedingungen² eine Funktion der Beleuchtungsstärke. Von der Temperatur scheint sie — wenigstens innerhalb bestimmter Grenzen — nicht beeinflußt zu werden (vgl. SWEENEY and HASTINGS 1960). Diese Aussagen beziehen sich jedoch nur auf die Periodendauer im konstanten Milieu.

Zweifellos stellt die Frequenz unter konstanten Bedingungen eine der bedeutsamsten Meßgrößen der Tagesperiodik dar. Ihrem Studium verdanken wir wichtige Erkenntnisse über die Beschaffenheit der „inneren Uhr“. Ein großer Nachteil besteht jedoch darin, daß Änderungen der Frequenz unter natürlichen Bedingungen so gut wie nie auf-

¹ Von *circa diem* = etwa ein Tag (nach HALBERG 1959).

² Wenn im weiteren von konstanten Bedingungen die Rede ist, so ist damit stets nur die Konstanz von Beleuchtung und Temperatur gemeint.

treten, da ja der Organismus normalerweise immer mit dem 24-Std-Tag synchronisiert ist. Um zu prüfen, ob die aus der Frequenz unter konstanten Bedingungen gewonnenen Erkenntnisse auch für die Verhältnisse des Tag-Nacht-Wechsels gelten, muß daher nach anderen Parametern der Tagesperiodik gesucht werden, die entweder sowohl unter konstanten Bedingungen als auch im Licht-Dunkel-Wechsel auftreten oder aber in irgendeiner Weise zur Frequenz bei konstanten Bedingungen in Beziehung gesetzt werden können.

Es bieten sich hierfür zwei Parameter an, die — zumindest theoretisch — sowohl unter konstanten als auch unter zyklischen Bedingungen variabel, d.h. umweltsabhängig und daher von experimentellem Inter-

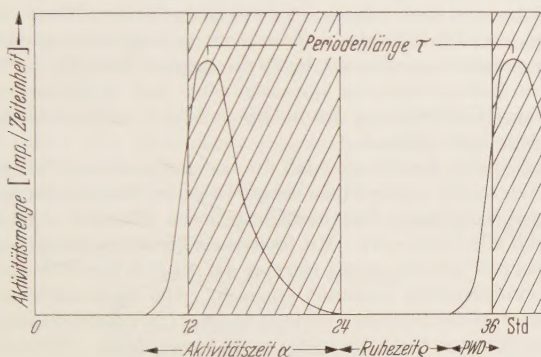


Abb. 1. Schema der täglichen Aktivitätsverteilung von *Tenebrio* im LD=12:12 Std; zugleich Erläuterung der gemessenen Größen. — Ordinate: Aktivitätsmenge in Impulsen pro Zeiteinheit. Abszisse: Zeit in Stunden. Die Aktivitätsmenge pro 24 Std entspricht dem von einer Kurve umschlossenen Integral. — Dunkelzeit schraffiert

esse sein könnten. Der eine Parameter ist die Aktivitätsmenge pro 24 Std, der andere das Verhältnis von Aktivitätszeit zu Ruhezeit. Als ein weiterer Parameter kommt im synchronisierten Zustand die zeitliche Differenz zwischen „phasengleichen“ Punkten des Zeitgebers und des bioperiodischen Vorganges (vgl. S. 344) in Frage. — Diese verschiedenen Meßgrößen der Aktivitätsperiodik wurden von ASCHOFF u. Mitarb. erstmals systematisch (an Wirbeltieren) untersucht und in den Rahmen eines schwingungstheoretischen Modells (vgl. WEVER 1962 und 1963) gestellt.

Aus vielerlei Gründen erschien es interessant, diese Wirbeltier-Untersuchungen an Insekten fortzuführen und durch Temperaturversuche auszubauen. *Tenebrio* bot sich dazu als recht geeignet an. 1. Läßt er sich leicht und ganzjährig züchten; 2. wird die zur Aktivitätsmessung notwendige lange Isolierung von ihm gut ertragen; 3. versprach er als dunkelaktives und stark negativ phototaktisch reagierendes Tier gute Eignung für Beleuchtungsuntersuchungen; 4. erschien schließlich ganz allgemein ein Insekt für Temperatur-Untersuchungen besonders geeignet,

da Insekten (nach BODENHEIMER und SAMBURSKI, 1930, an *Coleopteren*) zumindest im Ruhezustand, einen vollständigen Wärmeausgleich mit ihrer Umgebung zeigen.

Die Aktivitätsperiodik von *Tenebrio*-Imagines wurde bisher nur einmal im Zusammenhang mit Photoperiodismus und Geotaxis von CLOUDSLEY-THOMPSON (1953) untersucht. Er fand, daß die Aktivitätsperiodik im Dauerdunkel einige Zeit erhalten bleibt, während im Dauerlicht die Aktivität unterdrückt wird.

2. Begriffsbestimmungen

Die in den letzten Jahren in kurzer Folge erschienenen Arbeiten zum Thema Tagesperiodik haben eine Fülle neuer Termini mit sich gebracht. Da meine Untersuchungen vor allem auf den Arbeiten ASCHOFFS und seiner Mitarbeiter aufbauen soll im folgenden ausschließlich deren Terminologie verwendet werden, obwohl sie zum Teil auf Hypothesen beruht, mit denen die eigenen Befunde nicht immer übereinstimmen. Um Mißverständnisse auszuschließen und Erklärungen im Text zu vermeiden, sollen die wichtigsten der in dieser Arbeit auftauchenden Begriffe im folgenden kurz erläutert werden.

Als Spontanfrequenz bezeichnet man die unter konstanten Beleuchtungs- und Temperatur-Bedingungen auftretende Frequenz eines bioperiodischen Vorganges wie z.B. die tagesperiodischen Blattbewegungen von Pflanzen, die lokomotorische Aktivitätsperiodik von Tieren usw. Mit Sicherheit kann eine Frequenz nur dann als „spontan“ bezeichnet werden, wenn sie von der 24-Std-Periodik der Erddrehung erkennbar und einigermaßen konstant abweicht. Die Spontanfrequenz errechnet sich aus dem Kehrwert der mittleren Periodenlänge τ ; ihre Bezeichnung ist daher $1/\tau$.

Phasenwinkeldifferenz bedeutet in der Schwingungslehre „Differenz der Phase zweier Schwingungen gleicher Frequenz“, wobei Phase als „der augenblickliche Zustand eines harmonisch schwingenden Systems“ definiert ist (nach WAGNER 1947). Die Bezeichnung „Winkel“ besagt, daß diese Differenz in Winkelgraden oder absoluten Winkелеinheiten gemessen wird. — Im biologischen Sprachgebrauch bedeutet Phasenwinkeldifferenz die zeitliche Differenz zwischen sich entsprechenden „Phasen“ des Zeitgebers und der biologischen Periodik. Als entsprechende Phase werden solche Punkte bezeichnet, die unter willkürlich gewählten „Normal“-Bedingungen im gleichen Zeitpunkt liegen. (Bezüglich grundsätzlicher Probleme bei der Wahl der „Phasenbezugspunkte“ vgl. ASCHOFF und WEVER 1962a.)

Zur Bestimmung der Phasenwinkeldifferenz (ψ) eignen sich in der Praxis nur wenige Punkte, wie Beginn, Mitte, Ende oder Maximum des biologischen Vorganges bzw. der als Zeitgeber funktionierenden Umweltsgegebenheiten. Man kann also etwa Sonnenaufgang und Beginn der Aktivitätszeit aufeinander beziehen. Die Phasenwinkeldifferenz wird im allgemeinen in der biologischen Tagesperiodik in Minuten oder Stunden ausgedrückt. Negatives Vorzeichen bedeutet Verfrühung, positives Vorzeichen Verspätung des gewählten Punktes im bioperiodischen Vorgang gegenüber dem entsprechenden Punkt des Zeitgebers². — Der Begriff Phasenwinkeldifferenz erscheint mir aus verschiedenen Gründen unglücklich gewählt. Einmal setzt die Bezeichnung „Phase“ im strengen Sinne für beide periodische Vorgänge

¹ Das Problem der Nullpunktbestimmung ist noch nicht allgemein gelöst.

² Auf dem Symposium for circadian clocks in Feldafing wurde im September 1964 beschlossen, die Vorzeichen, dem allgemeinen Gebrauch entsprechend, umzukehren. Für die vorliegende Arbeit konnte die neue Terminologie nicht mehr verwendet werden.

eine harmonische Schwingung voraus (WAGNER 1947). Dies trifft aber weder auf die meisten bioperiodischen Vorgänge zu, noch wahrscheinlich auf die ihnen zugrunde liegende hypothetische Schwingung, die heute fast allgemein als selbst-erregt, d.h. als disharmonisch angesehen wird. Auch die im Laboratorium vorwiegend verwendeten $\pm$ rechteckförmigen Beleuchtungszyklen haben nichts mit harmonischen Schwingungen zu tun. Überdies erscheint die Bezeichnung „Winkel“ nur dann sinnvoll, wenn die betreffende Differenz wirklich in Winkelgraden gemessen wird. Da man sie vorwiegend in Zeiteinheiten mißt, wäre eine Umschreibung wie „zeitliche Differenz korrespondierender Punkte“ wohl zutreffender. Statt der Bezeichnung φ sollte man daher Δt verwenden¹. (Vgl. hierzu ASCHOFF und WEVER 1962 c.)

Als Aktivitätsmenge wird die Summe der durch die Laufaktivität ausgelösten Registrierimpulse je Zeiteinheit (24 Std oder Bruchteile davon) bezeichnet. Da diese Größe apparaturbedingt ist, sind die gemessenen Werte nur relativ verwendbar. (Unter konstanten Bedingungen wäre es exakt, die Aktivitätsmenge nicht pro 24 Std, sondern pro biologische Periode zu ermitteln. Dem stehen jedoch meßtechnische Schwierigkeiten entgegen.) (Vgl. ASCHOFF und WEVER 1962 b und WEVER 1962.)

Schließlich interessiert noch das Verhältnis von Aktivitätszeit (α) zu Ruhezeit (ϱ). Es wird durch den Quotienten $\alpha:\varrho$ ausgedrückt. Die beiden Teilperioden α und ϱ werden in Stunden gemessen. — Die Summe $\alpha + \varrho$ ist gleich der Länge der Gesamtperiode τ (vgl. ASCHOFF und WEVER 1962 b).

Die folgenden, teilweise auch in der englischsprachigen Literatur üblichen Abkürzungen werden im Text verwendet:

LD = Licht-Dunkel-Wechsel

LL = Dauerlicht

DD = Dauerdunkel

PWD = Phasenwinkeldifferenz.

Ich danke Herrn Priv.-Doz. Dr. M. RENNER für wertvolle Anleitung bei der Ausführung und Ausarbeitung der Versuche, Herrn Prof. Dr. H. AUTRUM für die Überlassung eines Arbeitsplatzes, sowie Herrn Prof. Dr. J. ASCHOFF und seinen Mitarbeitern für mannigfaltige Anregungen und Diskussionen.

II. Material und Methode

1. Die Versuchstiere

Als Versuchstiere wurden männliche Imagines des Mehlkäfers, *Tenebrio molitor*, verwendet. Aus den Zuchten, gehalten bei Zimmertemperatur und natürlichem Tag-Nacht-Wechsel, wurden bei Bedarf Puppen abgesammelt und in den Versuchsraum gebracht. Die Versuchstiere standen also vom ersten Imaginaltag an unter kontrollierten Bedingungen.

Die männlichen Imagines wurden anfangs nach dem Kopulationsverhalten bestimmt. Später gelang es, das Geschlecht schon im Puppenstadium nach morphologischen Unterschieden am Abdomenende festzustellen, so daß jungfräuliche ♂♂ als Versuchstiere zur Verfügung standen; ihre Lebenserwartung scheint etwas größer zu sein.

Da unter den gegebenen Temperaturen die Puppenruhe nur etwa 10 Tage dauerte, war eine Bestimmung des Imaginalalters recht genau möglich. SCHAUFUSS (1916) gibt die Lebensdauer imaginaler Mehlkäfer mit etwa 80 Tagen an. Für

¹ Prof. AUTRUM schlägt die Bezeichnung Phasendifferenz vor, deren Dimension die Zeit (Δt) ist.

27 Versuchstiere, die im Aktographen starben, konnte ich eine mittlere imaginale Lebensdauer von 92 ± 10 Tagen errechnen. Aus bisher nicht erkennbaren Gründen schwankte die Lebensdauer sehr stark zwischen nur wenigen und maximal 185 Tagen. Die Tatsache, daß zwischen der Lebenserwartung der Tiere im Aktographen und den in großen Gefäßen gemeinsam gehaltenen Reservetieren kein wesentlicher Unterschied zu erkennen war, spricht für die guten Bedingungen in den Aktographen. (Das Tier mit der höchsten beobachteten Lebensdauer von 185 Tagen verbrachte diese gesamte Zeit im Aktographen.)

2. Versuchsraum und Aktograph

Als Versuchsraum stand eine Klimakammer von etwa 8 m^3 zur Verfügung, die eine Temperaturregelung auf $\pm 0,5^\circ \text{C}$ gestattete. (Innerhalb der Aktographen-

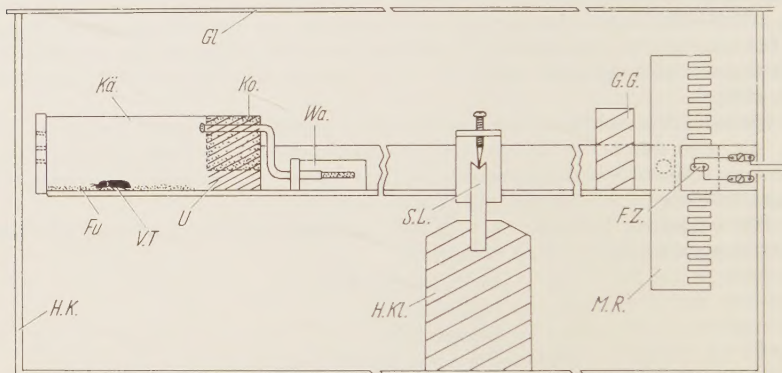


Abb. 2. Der nach SZYMANSKI abgeänderte Aktograph von der Seite der Fotozelle (F.Z.) aus gesehen; ihr gegenüber befindet sich ein Glühbirnchen. Abkürzungen: *Fu.* Futter; *G.G.* Gegengewicht, verschiebbar zum Ausbalancieren; *Gl.* Glasscheibe; *H.K.* Holzkasten; *H.Kl.* Holzklotz; *Kä.* Käfig; *Ko.* Kork zum Unterschlüpfen; *M.R.* Metallrechen; *S.L.* Stahllager; *U* Unterschlupf; *V.T.* Versuchstier; *Wa.* Wasser

kästen lagen die Schwankungen unterhalb der Registriergenauigkeit.) Die gewählten Temperaturänderungen von 5°C wurden in der Kammer in rund 10 min erreicht; in den Aktographenkästen dauerte der Temperaturangleich 5–6 Std.

Die Beleuchtung bestand aus einer Serie von 150-W-Glühbirnen. Direkte Bestrahlung der Versuchskäfige wurde durch einen Schirm vermieden. Die Beleuchtungsstärke wurde mit einem Luxmeter der Firma Gossen (Meßbereich 0,1–3000 Lux) unmittelbar auf den Aktographenkästen gemessen. Da die Aktographen mit Fotozellen arbeiteten, ließ sich auch im „Dunkel“ ein schwacher Lichtschimmer nicht vermeiden. Durch Abdeckung der Birnchen und der Käfige sowie schwarze Mattierung der Aktographenkästen konnte der Wert jedoch unter die Meßmöglichkeit von 0,1 Lux gesenkt werden. Aus der Entfernung der Käfige von der Lichtquelle errechnete sich ein Wert von etwa 0,01 Lux. — Die relative Feuchtigkeit des Versuchsraumes wurde durch Aufstellen einer Wasserwanne im Bereich von 50–80% gehalten; innerhalb der Käfige dürfte die Luftfeuchtigkeit durch den Wasserdocht allgemein höher gewesen sein.

Meine Aktographen arbeiteten nach dem Waageprinzip von SZYMANSKI (1914). Als Waagebalken diente eine 700 mm lange T-Schiene aus Aluminium (Abb. 2). In der Mitte der Schiene waren zwei Grammophonnadeln befestigt, deren Spitzen in einer Stahlkimme lagerten. An einem Ende der Schiene war der Käfig befestigt;

ein 90 mm langes Plexiglasgefäß mit einem Durchmesser von 30 mm. Im Käfiginneren befanden sich Futter (Kleie-Haferflocken-Gemisch) und ein Unterschlupf. Wasser, unter Zusatz eines Vitaminpräparates, wurde von einem kleinen Gefäß außerhalb des Käfigs durch einen Docht zugeleitet. Das andere Ende der Schiene war durch einen hölzernen Reiter beschwert, der als verschiebbares Gegengewicht zum Ausbalancieren diente. Im übrigen endete die Schiene auf dieser Seite in einem kleinen Kupferrechen, das sich in der Spalte eines Plexiglasblockes zwischen einer Fotozelle und einer Lichtquelle (12 V, 2 W) auf- und abbewegte, wenn das System in Schwingung geriet. — Die ganze Apparatur war in einem Holzkasten ($900 \times 250 \times 120$ mm) montiert, der mit Belüftungsschlitzen versehen war und durch eine Glasscheibe abgedeckt wurde. Die Kästen standen nebeneinander auf einem schweren, hartgummigelagerten Tisch, der seinerseits mit einer Schaumgummilage gegen die Kästen isoliert war. Acht Aktographen gleicher Bauweise erlaubten die gleichzeitige Registrierung von acht Versuchstieren unter gleichen Bedingungen. Da Futter und Wasser mehrere Wochen lang nicht erneuert werden mußten, konnten Störungen der Versuchstiere vermieden werden. Die einzige Wartung bestand im gelegentlichen Tarieren der Waagebalken, was nie zu erkennbaren Störungen führte. Dies konnte im DD auch ohne zusätzliche Beleuchtung ausgeführt werden.

3. Registrierung und Auswertung

Die Stromimpulse der Fotozellen wurden über außerhalb des Versuchsraumes gelegene Verstärker auf einen elfbahnigen Impulsschreiber (Siemens) übertragen¹. Neben der Registrierung der Laufaktivität durch die Impulsschreiber wurde die Aktivitätsmenge durch Zählwerke ermittelt, die täglich um 18 Uhr abgelesen wurden. Zeitweise wurde die Aktivität außerdem mit Hilfe eines Zähldruckgerätes registriert, das die Anzahl der Impulse alle 15 min abdruckte. So war die Erfassung des genauen quantitativen Kurvenverlaufes der Aktivität möglich (Abb. 3).

Die Aktogramme des Impulsschreibers wurden in Streifen von je 24 Std (12—12 Uhr), einzeln für jedes Versuchstier, ausgeschnitten und untereinander auf Kartons geklebt (Abb. 4). Aus den Impulsschreiber- und Zählwerk-Registrierungen konnten folgende Größen entnommen werden:

1. Aktivitätsmenge, gemessen in Impulsen pro 24 Std;
2. Phasenwinkeldifferenz (PWD), gemessen in Millimetern der Aktogramme, umgerechnet auf Minuten ($1 \text{ mm} = 3 \text{ min}$). Meßgenauigkeit etwa $\pm 5 \text{ min}$;
3. Spontanfrequenz, gemessen als Periodendauer entweder von einem Aktivitätsschwerpunkt zum nächsten auf den Aktogrammen, oder von Kurvenmaximum zu Kurvenmaximum der durch die Druckautomatik gewonnenen Aktivitätskurven. (Die letzte Methode wurde nur als Kontrolle verwendet. Die so gewonnenen Ergebnisse wichen nicht oder nur geringfügig von denen der ersten Methode ab.)
4. α : ρ -Verhältnis; α und ρ , gemessen in Zentimetern der Aktogramme. Es wurde jeweils auf volle Zentimeter ($= 30 \text{ min}$) auf- oder abgerundet, Meßgenauigkeit daher $\pm 15 \text{ min}$.

Gewisse Schwierigkeiten ergaben sich bei der Ermittlung der PWD. Der hierzu nötige definierte Punkt innerhalb einer Periode (s. S. 344) ist bei der Laufaktivität von *Tenebrio* anhand der Aktogramme nicht einfach zu ermitteln. Das Maximum der Aktivität ist zwar meist deutlich ausgeprägt, jedoch läßt es sich auf den Aktogrammen zeitlich nicht in der gewünschten Genauigkeit begrenzen. Es wurde

¹ Der Fa. Siemens möchte ich auch an dieser Stelle für die kostenlose Überlassung der Verstärker- und Schaltelemente sowie der Fotozellen herzlich danken.

daher der Aktivitätsbeginn gewählt, obgleich auch dessen Festlegung nicht bei allen Versuchstieren eindeutig möglich war. Zur Auswertung gelangten daher nur die Aktogramme solcher Tiere, deren Aktivitätsbeginn klar bestimmt werden konnte (s. Abb. 4).

Zur Bestimmung des α : ϱ -Verhältnisses muß neben dem Aktivitätsbeginn auch das Aktivitätsende erkennbar sein. Da die Aktogramme von *Tenebrio* nur selten

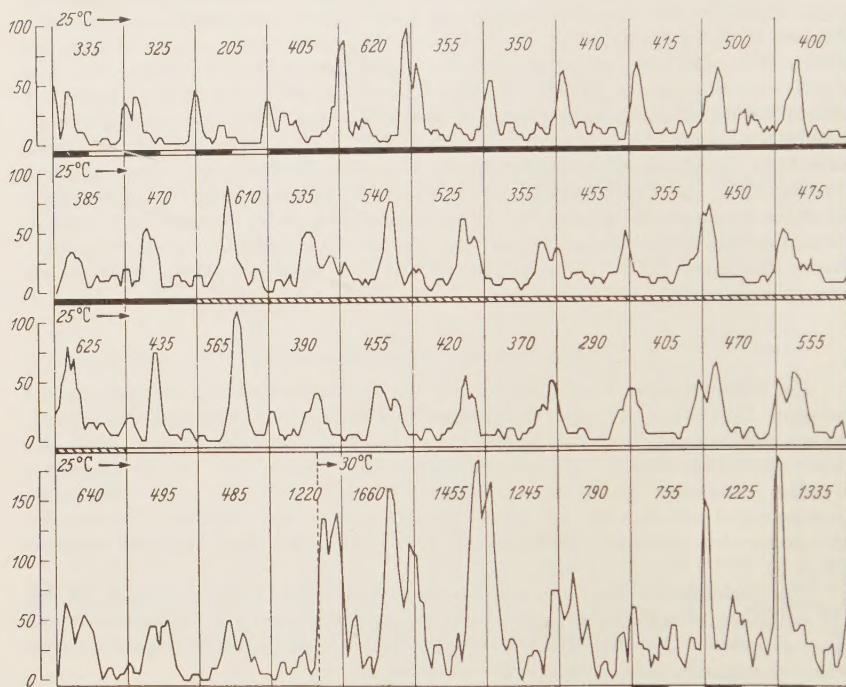


Abb. 3. Der Aktivitätsverlauf von Versuchstier Nr. 34 (Imaginalhäutung 20. 7. 63) vom 6. 8.—19. 9. 63. — Ordinate: Impulse pro Stunde (über 3 Werte geglättet); Abszisse: Zeit. — Nach 3 Tagen LD = 12:12 Std Übergang zu DD (schwarz). Ab 14. Tag LL = 2 Lux (schraffiert); ab 24. Tag LL = 100 Lux (weiß); am 37. Tag Übergang von 25 zu 30°C; ab 42. Tag wieder LD (L = 100 Lux). Die Zahlen geben die Aktivitätsmenge (= Impulse) pro 24 Std an

ein deutliches Aktivitätsende erkennen lassen (s. Abb. 4), konnte auch hier nur ein Teil der Registrierungen verwendet werden.

Es wird gelegentlich eingewendet, die von 24 Std abweichende Periodendauer im konstanten Milieu sei nicht notwendigerweise Ausdruck einer endogenen Frequenz, sondern möglicherweise ein langsamer Einschwingvorgang auf einen unbekannten Zeitgeber. Tatsächlich ist dieser Einwand nur dann eindeutig widerlegbar, wenn sich der periodische Vorgang mindestens um 24 Std gegenüber seiner Ausgangslage verschoben hat, ohne synchronisiert worden zu sein. Dies würde sogar bei relativ starken Abweichungen von τ gegenüber 24 Std bereits eine erhebliche Versuchsdauer beanspruchen (bei $\tau = 24$ Std plus oder minus 60 min; 24 Tage). Man ist daher gewöhnlich gezwungen, sich mit dem einmaligen Nachweis zu begnügen, daß die periodische Größe des jeweils untersuchten Organismus unter den gewählten konstanten Bedingungen in der Lage ist, „spontan“ sich um mindestens

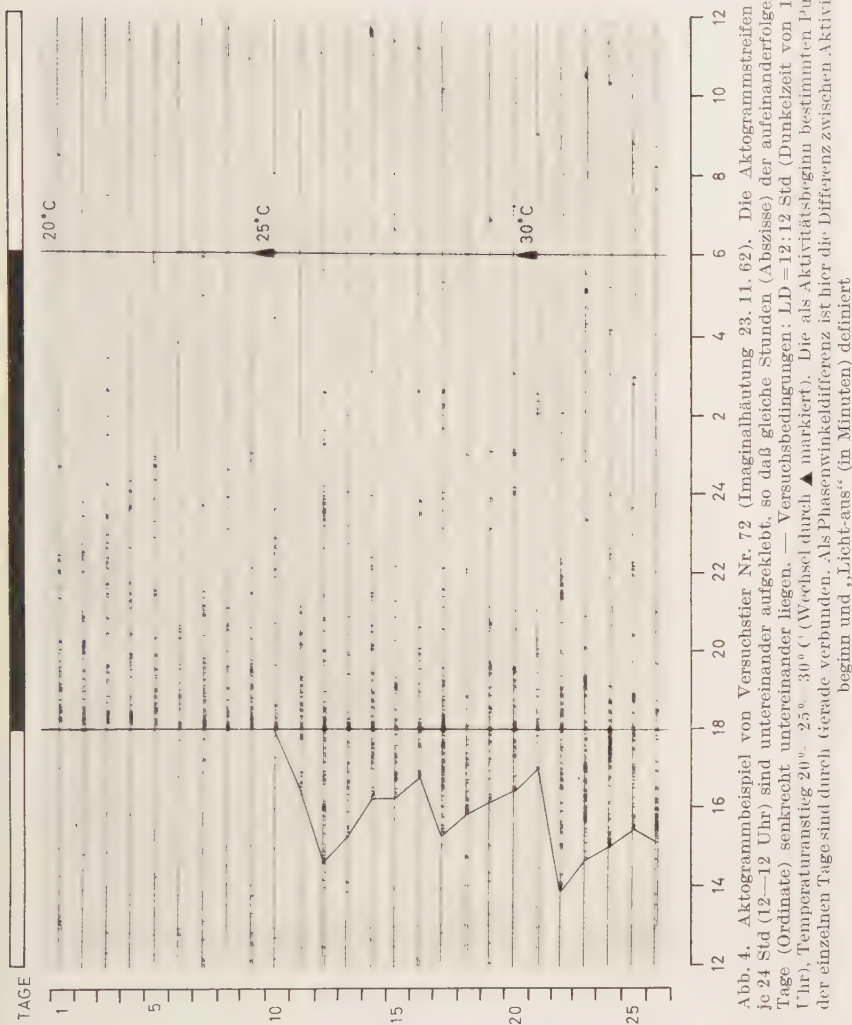


Abb. 4. Aktogrammbeispiel von Versuchstier Nr. 72 (Imaginalhäutung 23. 11. 62). Die Aktogrammstreifen von je 24 Std (12—12 Uhr) sind untereinander aufgelegt, so daß gleiche Stunden (Abszisse) der aufeinanderfolgenden Tage (Ordinate) senkrecht untereinander liegen. — Versuchsbedingungen: LD = 12:12 Std (Dunkelzeit von 18—6 Uhr), Temperaturanstieg 20° — 25° — 30° C (Wechsel durch ▲ markiert). Die als Aktivitätsbeginn bestimmten Punkte der einzelnen Tage sind durch Gerade verbunden. Als Phasenwinkeldifferenz ist hier die Differenz zwischen Aktivitätsbeginn und „Licht-aus“ (in Minuten) definiert.

24 Std gegenüber dem Außentag zu verschieben. Abb. 10 (S. 344) gibt ein Beispiel eines solchen Falles für *Tenebrio* im DD: Das Versuchstier beginnt jeden Tag ein wenig früher mit seiner Aktivität, woraus eine zunehmende Phasenverschiebung gegenüber dem Außentag resultiert. Nach 28 Tagen beträgt diese Verschiebung 24 Std, d.h. auf 28 Tage entfallen 29 Aktivitätsperioden. Im weiteren wurde auf diesen Nachweis der Spontanität verzichtet und die Frequenz bereits nach etwa 10 Tagen ermittelt.

III. Ergebnisse

1. Der Einfluß der Beleuchtungsstärke

a) Die Spontanfrequenz in Abhängigkeit von der Beleuchtungsstärke. Das Aktivitätsmuster von *Tenebrio*, mit seinem deutlich erkennbaren

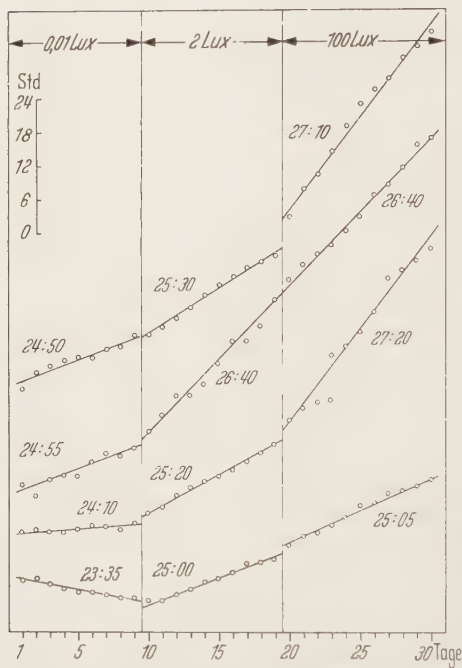


Abb. 5. Abhängigkeit der Periodenlänge τ von der Beleuchtungsstärke im konstanten Milieu. Vier Versuchstiere. Die Kreise geben die Aktivitätsschwerpunkte für jede Periode an, aus ihren Verbindungsgeraden läßt sich die mittlere Periodendauer errechnen ($24 \text{ Std} \pm \text{Gesamtabweichung: Tage}$). τ ist für jedes Tier pro Versuchsabschnitt angegeben (Versuch 10, 8.—8, 9, 63)

Maximum je 24 Std, verändert sich in qualitativer Hinsicht nicht, wenn den Versuchstieren statt eines 24stündigen Hell-Dunkel-Wechsels fortdauernde Dunkelheit oder konstante Beleuchtung geboten wird. Die Periodik selbst bleibt über viele Wochen erhalten (s. Abb. 3). Dagegen kann man im allgemeinen schon nach wenigen Tagen eine Verschiebung des Aktivitätsmaximums — oder eines anderen Fixpunktes der Aktivitätsperiodik — gegenüber dem Außentag beobachten. Die Richtung und die Geschwindigkeit dieser auf den Außentag bezogenen „Phasenverschiebung“ hängt von der Beleuchtungsstärke ab. ASCHOFF (1958) hat diese allgemeine Abhängigkeit als „circadiane Regel“ formuliert. Danach verlängert sich unter konstanten Bedingungen die mittlere Periodendauer bei dunkelaktiven Organismen mit zunehmender,

bei lichtaktiven Organismen mit abnehmender Beleuchtungsstärke und umgekehrt. Im einzelnen sind erhebliche interspezifische und interindividuelle Schwankungen zu beobachten.

Als erstes wurde die Abhängigkeit der Spontanfrequenz von der Beleuchtungsstärke in zwei Versuchsreihen mit insgesamt 9 Versuchstieren untersucht. Die konstante Temperatur bei diesen Versuchen betrug 25°C . Die Ergebnisse der ersten Versuchsgruppe sind in Abb. 5

dargestellt. Vor Beginn der Versuche mit konstanter Beleuchtung waren die Tiere mit einem LD-Zyklus von 12:12 Std (L = 100 Lux) synchronisiert. Es wurde zunächst 9 Tage lang DD (0,01 Lux) geboten. Die in Abb. 5 eingetragenen Aktivitätsschwerpunkte der aufeinanderfolgenden Tage und ihre nach Augenmaß eingezeichneten Verbindungsgeraden zeigen, daß alle Versuchstiere in ihrer mittleren Periodendauer von der 24-Std-Periode (Abszissenparallele) abweichen, also per definitionem Spontanfrequenz zeigen.

Die in der Abb. 5 angegebenen Periodenwerte machen die relativ großen individuellen Unterschiede deutlich; sie reichen im DD von 23:35 bis 24:55. Eine solche biologische Streuung ist jedoch zu erwarten. Sie soll hier nicht weiter interessieren.

Nach neuntägigem DD wurde die Beleuchtungsstärke ohne Übergang auf 2 Lux herauf gesetzt. Die folgende Sequenz der Aktivitätsschwerpunkte ergibt in allen Fällen eine neue, von τ_{DD} abweichende mittlere Spontanperiode: Die Abstände zwischen den Aktivitätsschwerpunkten sind insgesamt größer geworden (25:00–26:40), d. h. die Spontanfrequenz hat ab-

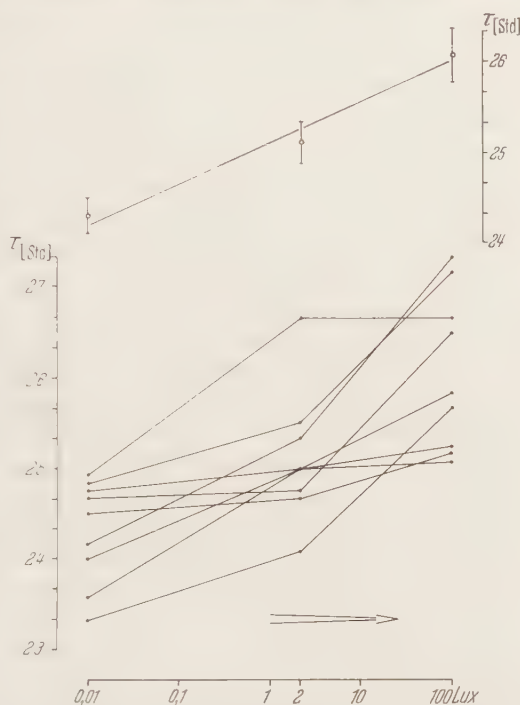


Abb. 6. Die mittlere Periodenlänge im konstanten Milieu als Funktion der Beleuchtungsstärke (9 Versuchstiere). Unten die Werte der einzelnen Tiere, oben ihre Mittelwerte. Der Pfeil gibt hier und in den weiteren Abbildungen die Richtung der Beleuchtungs- (Temperatur-) Änderung an

genommen. Am 19. Versuchstag wurde die Beleuchtungsstärke neuerlich erhöht, diesmal von 2 auf 100 Lux. Trotz größerer individueller Streuung zeigen insgesamt auch die neuen Periodenwerte eine zunehmende Tendenz (25:05–27:20).

Die gleichen Versuche wurden an 5 weiteren Versuchstieren wiederholt. — Die mittleren Periodenwerte je Beleuchtungsstärke sind für alle 9 Versuchstiere in Abb. 6 zusammengefaßt. Die Werte

zeigen zwar eine erhebliche individuelle Streuung, in ihrer zunehmenden Tendenz mit zunehmender Beleuchtungsstärke stimmen sie jedoch insgesamt überein. Im Mittel ($n = 9$) beträgt diese Zunahme der Periodenlänge beim Übergang von 0,01 Lux (DD) nach 2 Lux 49 ± 9 min und beim Übergang von 2 Lux nach 100 Lux 58 ± 16 min (Abb. 6 oben). In dieser positiven Korrelation der mittleren Periodendauer mit der Beleuchtungsstärke stimmen die Ergebnisse an *Tenebrio* also mit der oben genannten circadianen Regel überein.

Zusätzlich wurde untersucht, ob die mittlere Periodenlänge wieder auf ihren Ausgangswert zurückkehrt, wenn nach einem Wechsel der Beleuchtungsstärke wieder die Anfangsbeleuchtung geboten wird. Die Ergebnisse an drei Versuchstieren zeigen übereinstimmend, daß dies nicht der Fall ist. Beim Übergang von 0,01 Lux nach 2 Lux nahm τ im Mittel von 6 Tagen bei diesen drei Tieren um 58 ± 6 min zu. Nach der Rückkehr zu einer Beleuchtungsstärke von 0,01 Lux zeigten zwar alle Tiere übereinstimmend eine Abnahme der Werte, statt 58 min betrug diese (im Mittel von 9 Tagen) jedoch nur 37 ± 13 min, also etwa 64% des ersten Wertes.

Dieser Tatbestand zeigt, daß die Korrelation der Spontanfrequenz mit der Beleuchtungsstärke nicht konstant ist. Die Frage, worauf diese Unterschiede beruhen, muß allerdings noch offen gelassen werden. Denkbar wären nachwirkende Einflüsse der vorausgehenden Beleuchtungsverhältnisse, wie dies als „after-effects“ von PITTENDRICH (1960) beschrieben wurde. Andere Ergebnisse an *Tenebrio* hingegen weisen darauf hin, daß eine Beleuchtungs-Abnahme womöglich immer einen geringeren Effekt auf die Frequenzänderung hat als eine Beleuchtungs-zunahme. Die auf S. 373 dargestellten Ergebnisse stimmen mit den oben angeführten überein: Während eine Beleuchtungserhöhung um etwa den Faktor 100 im Mittel ($n = 29$) eine Periodenverlängerung von 49 ± 6 min bewirkt, verkürzt sich die Periode bei einer Abnahme der Beleuchtungsstärke um den gleichen Faktor im Mittel ($n = 7$) nur um 31 ± 7 min. — Zur Klärung dieser Frage bedarf es weiterer Untersuchungen.

b) *Die Phasenwinkeldifferenz in Abhängigkeit von der Beleuchtungsstärke.* Das Aktivitätsmuster von *Tenebrio* weist im künstlichen LD von 12:12 Std typische (Art-) Merkmale auf: Der größte Teil der Aktivität fällt in die dunkle Teilperiode; das Tagesmaximum liegt zu Beginn der Dunkelzeit (Ausnahmen vgl. S. 369ff.).

Im einfachsten Fall setzt die Aktivität mit oder unmittelbar nach dem Hell-Dunkel-Wechsel ein (vgl. Abb. 4 oben). Eine solchermaßen mit dem Zeitgeber synchronisierte Aktivitätsperiodik erscheint völlig exogen gesteuert. Das abrupte Einsetzen der Dunkelheit löst unmittelbar die lokomotorische Aktivität der Versuchstiere aus. Nie war bei *Tenebrio*

der zeitliche Abstand zwischen Einsetzen der Dunkelheit und nachfolgendem Aktivitätsbeginn größer als 5 min. Da dieser Wert unter die Meßgenauigkeit der Aktogramme fällt, wurden alle solchen Fälle noch zur PWD=0 gerechnet. Eine positive PWD tritt also bei *Tenebrio*, zumindest bei den verwendeten LD-Bedingungen, nicht auf. — Dieser auch bei anderen Organismen häufig beobachtete Tatbestand wird in der englischsprachigen Literatur als „positive masking“ bezeichnet: Jede (mögliche) endogene Komponente der Aktivitätsperiodik, die eine positive PWD bewirken könnte, wird durch den starken exogenen Reiz „maskiert“, der betreffende Vorgang unmittelbar ausgelöst. (Wird dieser Vorgang zeitweise durch einen Umweltfaktor unterdrückt, so spricht man von „negative masking“.)

Sehr viel häufiger, als der geschilderte Zustand „phasengleicher“ Synchronisation, tritt bei *Tenebrio* — wie bei vielen anderen Organismen — ein Vorseilen der betreffenden bioperiodischen Größe gegenüber dem Zeitgeber auf. Für den Fall der Aktivitätsperiodik heißt das: Die Versuchstiere werden schon vor Beginn ihrer eigentlichen „Aktivitätsbeleuchtung“ aktiv (Abb. 4 unten). Diese, hier als negative PWD definierte (s. S. 344 und 347) Phasenverschiebung stellt, unter den gegebenen zyklischen Laboratoriumsbedingungen, zweifellos einen Hinweis auf eine endogene Komponente der untersuchten Periodik dar, gleichgültig, ob man sie als Wirkung der (selbsterregt-fortlaufenden) „physiologischen Uhr“ selber oder nur als einen Zeitmeßvorgang von etwa 12 oder 24 Std interpretiert (vgl. auch McCLUSKEY 1958, HOFFMANN 1963 u. a.). Damit aber rückt die PWD in den Bereich derjenigen Meßgrößen, die für den Untersucher der endogenen Tagesperiodik von experimentellem Interesse sind. (Dies unabhängig davon, ob man diese Größe, wie im Aschoff-Wever-Modell, als Phasenwinkeldifferenz im physikalischen Sinne betrachtet oder nicht. Wie aus den Schlußfolgerungen zu dieser Arbeit hervorgehen wird, sind Zweifel an der Richtigkeit der Bezeichnung Phasenwinkeldifferenz für die hier gemessene zeitliche Differenz zwischen Aktivitätsbeginn und Einsetzen der Dunkelzeit angebracht. Es wäre daher sinnvoll, die Bezeichnung PWD stets in Anführungszeichen zu setzen oder gar einen anderen Ausdruck zu verwenden — vgl. S. 345. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurde darauf verzichtet.)

Um den Einfluß der Beleuchtungsstärke auf die PWD des Mehlkäfers zu untersuchen, wurden abwechselnd LD-Zyklen von 12:12 Std mit einmal L=100 Lux und einmal L=400 Lux geboten. Diese Beleuchtungsstärken wurden jeweils 10–16 Tage lang beibehalten. Alterierend mit der Beleuchtungsstärke wurde die Temperatur geändert. Eine Versuchsreihe verlief dann nach dem Modus: 20°/100 Lux

20°/400 Lux – 25°/400 Lux 25°/100 Lux usw. bis 35° C. Hier sollen zunächst nur die durch die Beleuchtungsstärke bedingten Unterschiede interessieren.

Die PWD als zeitliche Differenz zwischen Aktivitätsbeginn und dem Beginn der Dunkelperiode wurde für jedes auswertbare Aktogramm nach der auf S. 347 beschriebenen Art bestimmt. Die insgesamt 251 Tageswerte wurden je Tier und je gleiche Versuchsbedingungen gemittelt.

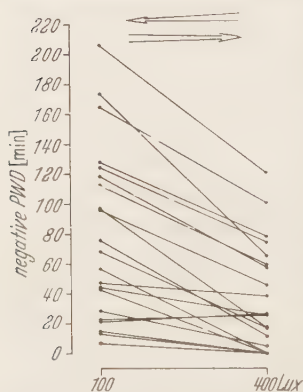


Abb. 7. Die Abhängigkeit der negativen Phasenwinkeldifferenz (Minuten der Ordinate) von der Beleuchtungsstärke im L (Abszisse) in LD-Zyklen von 12:12 Std. Die Werte stammen von 21 Versuchstieren bei verschiedenen Temperaturen, die selbstverständlich innerhalb eines Versuches konstant waren

Diese Mittelwerte wurden, ohne Berücksichtigung der Temperatur, nach der Beleuchtungsstärke ($L=100$ und $L=400$ Lux) geordnet. Aus der oben dargestellten Versuchsanordnung geht hervor, daß der Übergang von einer Beleuchtungsstärke zur anderen ständig seine Richtung wechselte (Pfeile in Abb. 7). In den meisten Fällen (bei 20°, 25° und 30°) geht mit dem Wechsel der Richtung auch ein solcher der Temperatur einher (vgl. Tabelle 1), weshalb in diesen Fällen nicht zu entscheiden ist, ob die Richtung, in der die Beleuchtungsstärke verändert wird (Zu- oder Abnahme), einen Einfluß auf das Ergebnis hat — wie etwa im Falle der Frequenz. Bei 35° wurde der Beleuchtungswechsel in beiden Richtungen untersucht, wobei die Änderung der negativen PWD zwischen 100 und 400 Lux einmal 75% (Beleuchtungsabnahme) und einmal 62% (Beleuchtungs Zunahme) betrug.

Es kann daraus entnommen werden, daß die

Richtung des Beleuchtungswechsels von untergeordneter oder keiner Bedeutung ist.

Die Ergebnisse aus 21 Übergängen von $L=100$ nach $L=400$ Lux, bzw. umgekehrt, stimmen weitgehend überein (Abb. 7): Von den 21 Versuchen ist in 19 Fällen die negative PWD bei $L=100$ Lux höher als bei $L=400$ Lux; nur in zwei Fällen liegt der Wert bei 400 Lux geringfügig höher als bei 100 Lux. Insgesamt beginnt *Tenebrio* also desto früher mit seiner Laufaktivität, je geringer in einem LD von 12:12 Std die Beleuchtungsstärke im L ist.

Feste quantitative Beziehungen lassen sich aus den vorliegenden Werten nicht ohne weiteres entnehmen. Wie noch zu zeigen sein wird, ist die Größe der negativen PWD in bestimmter Weise von der Temperatur abhängig. Diese Abhängigkeit geht aus Tabelle 1 hervor, in der die Werte aus Abb. 7 nach der Temperatur geordnet sind. Betrachtet man die durch die Beleuchtung bedingte Änderung der Werte, so erscheint

diese Differenz (Δ PWD) als Korrelat der (temperaturbedingten) absoluten Größe der negativen PWD. Es hätte hiernach die Beleuchtungsstärke im L einen um so größeren Einfluß auf die PWD, je größer diese selbst ist (s. Tabelle 1).

Diese Korrelation zwischen der Größe der PWD und dem Wirkungsgrad einer Änderung der Beleuchtungsstärke (Δ PWD) — die auch aus Abb. 11 b, S. 363 zu entnehmen ist — muß aber wohl als ein auf dem „positiven Maskieren“ beruhender Artefakt angesehen werden. In den Mittelwerten von 20° und 35° sind eine Anzahl PWD-Werte von 0 enthalten, die — wie besprochen — als potentielle (maskierte) positive PWD-Werte anzusehen sind. Mit anderen Worten, die beleuchtungsabhängigen Differenzen wären möglicherweise auch bei 20° und 35° größer, wenn die Werte hier nicht durch positives Maskieren verzerrt wären.

Tabelle 1. *Die Abhängigkeit der negativen Phasenwinkeldifferenz von der Beleuchtungsstärke bei verschiedenen Temperaturen (vgl. Text)*

Temp.	Neg. PWD bei		Δ PWD	n
	L = 100 Lux	L = 400 Lux		
20°	56 min	← 37 min	19 ± 12 min	4
25°	137 min	← 75 min	62 ± 8 min	4
30°	107 min	← 47 min	60 ± 8 min	4
35°	51 min	← 14 min	37 ± 12 min	9

Unter Berücksichtigung dieser Tatsache sollen hier nur die Werte bei 25° und 30° C zusammenfassend quantitativ betrachtet werden: Mit einem $n=8$ ergibt sich die mittlere Abnahme der negativen PWD beim Übergang von 100 zu 400 Lux, bzw. die Zunahme im umgekehrten Fall, zu 61 ± 5 min für diesen mittleren Temperaturbereich. Die Mittelwerte aus Abb. 11 b (S. 363) stimmen damit recht gut überein, obwohl es sich bei den beiden Beleuchtungsgruppen um verschiedene Versuchsreihen mit verschiedenen Versuchstieren handelt. Die Differenz zwischen den 100-Lux- und 400-Lux-Werten beträgt hier 65 min bei 25° und 90 min bei 30° C (21 min bei 20° und 14 min bei 35°).

Diese negative Korrelation der negativen PWD mit der Beleuchtungsstärke stimmt mit den Ergebnissen von ASCHOFF und WEVER (1962c) an Finkenvögeln überein, entsprechend der Regel, daß die negative PWD bei lichtaktiven Organismen mit steigender Beleuchtungsstärke zunimmt, bei dunkelaktiven Organismen dagegen abnimmt.

c) *Die Aktivitätsmenge in Abhängigkeit von der Beleuchtungsstärke.* Betrachtet man die tagesperiodischen Schwankungen der Laufaktivität als einen Schwingungsvorgang, so liegt es nahe, nicht nur die Frequenz und die Phasenlage dieser Schwingung zu ermitteln, sondern auch ihre Amplitude. Da in unserem Falle die Laufaktivität diejenige Größe ist, die periodisch zu- und abnimmt (entsprechend der räumlichen Auslenkung einer physikalischen Schwingung), kann die Aktivitätsmenge pro Zeiteinheit als Maß für die Amplitude der diurnalen Schwingung angesehen

werden. (Es muß die Frage allerdings offenbleiben, ob und in welcher Weise die Aktivitätsmenge mit der unbekannten Amplitude des zugrunde liegenden Oszillators korreliert ist.) Als Zeiteinheit für die quantitative Erfassung der Aktivitätsmenge wurden 24 Std gewählt.

Die Aktivitätsmenge pro 24 Std ist vor allem auch deswegen von besonderem Interesse, weil sie eine Größe darstellt, die sowohl unter konstanten als auch unter zyklischen Bedingungen gemessen werden kann. Falls es gelingen sollte, gesetzmäßige Korrelationen etwa zwischen Spontanfrequenz und Aktivitätsmenge herzustellen, so sollten sich dar-

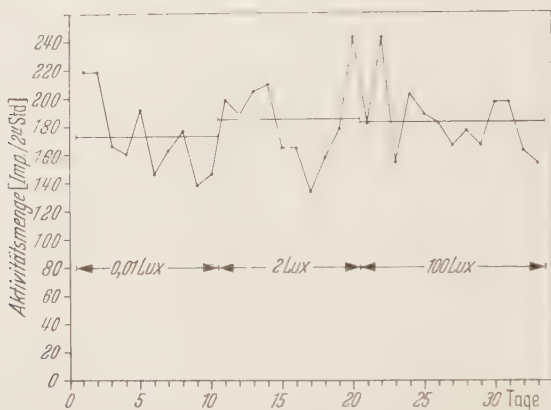


Abb. 8. Die mittlere Aktivitätsmenge (Imp./24 Std der Ordinate) von 6 Versuchstieren unter konstanten Bedingungen bei drei verschiedenen Beleuchtungsstärken. Abszisse: Versuchstage (10. 8.—12. 9. 63). Die in die Kurven eingezeichneten Waagrechten geben das mittlere Aktivitätsniveau je Beleuchtungsstärke wieder. Die Niveau-Unterschiede sind statistisch nicht signifikant. — Versuchstemperatur: 25° C

aus nicht nur Rückschlüsse auf die „Eigenfrequenz“-Verhältnisse im synchronisierten Zustand ziehen lassen, sondern darüber hinaus allgemeine Aussagen über Eigenschaften des tagesperiodischen Oszillators möglich sein (vgl. WEVER 1962 und 1963).

Um den Einfluß der Beleuchtungsstärke auf die Aktivitätsmenge zu untersuchen, wurden sowohl Versuche mit zyklischen als auch mit konstanten Beleuchtungsverhältnissen ausgewertet. Es sei zunächst auf die Untersuchungen bei konstanter Beleuchtung eingegangen. Diese Versuche wurden bei einer Temperatur von 25° C durchgeführt.

Die frisch in die Aktographen gesetzten Versuchstiere (Imaginalalter etwa 12 Tage) wurden zunächst 7 Tage lang mit einem LD-Zyklus (L 300 Lux) synchronisiert. Anschließend wurden 10 Tage DD = 0.01 Lux, 10 Tage LL = 2 Lux und 13 Tage LL = 100 Lux geboten. Um nicht nur die Mittelwerte der Aktivitätsmenge je Beleuchtungsstärke, sondern auch die Schwankungen im Verlauf der aufeinanderfolgenden Versuchstage demonstrieren zu können, wurden die Tageswerte der

sechs Versuchstiere für jeden Tag gemittelt (Abb. 8). Die Verbindungsgeraden dieser mittleren Tageswerte ergeben eine um einen Mittelwert (180 Imp./24 Std) schwankende Kurve. Die Mittelwerte der einzelnen Beleuchtungsstärken (Waagrechte in Abb. 8) betragen für 0,01 Lux 173 ± 9 Imp./24 Std, für 2 Lux 185 ± 10 Imp./24 Std und für 100 Lux 183 ± 7 Imp./24 Std. Die Differenzen dieser Mittelwerte sind statistisch nicht signifikant ($P \sim 0,38$). Die Aktivitätsmenge wird unter konstanten Bedingungen also nicht von der Beleuchtungsstärke beeinflusst. (Eine gewisse stimulierende Wirkung des Beleuchtungswechsels auf die Aktivitätsmenge im unmittelbaren Anschluß an den Wechsel scheint im allgemeinen vorhanden zu sein, während sehr lang dauernde gleichförmige Umweltsbedingungen von dämpfendem Einfluß auf die Aktivitätsmenge zu sein scheinen.)

Es wurden außerdem die Verhältnisse im LD bzw. beim Übergang von DD nach LD und umgekehrt untersucht. Die Versuche wurden bei verschiedenen Temperaturen gemacht, wie aus folgender Aufstellung hervorgeht:

Übergang von DD	nach LD (L=100 Lux) bei 20° (n=7)
Übergang von LD (L=100 Lux) nach DD	bei 30° (n=7)
Übergang von LD (L=100 Lux) nach LD (L=400 Lux) bei 30°	(n=8)
Übergang von LD (L=400 Lux) nach LD (L=100 Lux) bei 20°	(n=8)
Übergang von LD (L=400 Lux) nach LD (L=100 Lux) bei 25°	(n=8)

Da die absolute Größe der Aktivitätsmenge individuell verschieden und vor allem stark von der Temperatur abhängig ist (wie noch gezeigt wird), ist es sinnvoll, nur die Quotienten $BS_{\text{hoch}} : BS_{\text{niedrig}}$ (BS = Beleuchtungsstärke) zu ermitteln. Diese Werte unterscheiden sich bei den verschiedenen Temperaturen nicht in statistisch erfaßbarer Weise, weshalb sie innerhalb der beiden Beleuchtungsübergänge gemeinsam betrachtet werden können. Der mittlere Quotient beim Übergang von DD nach LD mit $L=100$ Lux - und umgekehrt - beträgt $0,90 \pm 0,08$ ($n=14$). Der Quotient für den Übergang $L=100$ nach $L=400$ Lux - und umgekehrt - beträgt $1,14 \pm 0,08$ ($n=24$). In beiden Fällen sind die Abweichungen der Quotienten vom theoretischen Wert 1 (keine Beleuchtungsabhängigkeit) mit einem $P > 0,1$ statistisch nicht signifikant.

Beide Versuchsgruppen, sowohl die mit konstanten wie die mit zyklischen Beleuchtungsbedingungen, stimmen in ihren Resultaten überein: Die Aktivitätsmenge von *Tenebrio*, gemessen über 24 Std, ist unabhängig von den herrschenden Beleuchtungsverhältnissen. (Bei 35° C auftretende Ausnahmen dieser Regel werden auf S. 369ff. gesondert behandelt.)

Man hätte erwarten können, daß *Tenebrio* als normalerweise negativ phototaktisch reagierender Organismus mit abnehmender Beleuchtungsstärke immer aktiver wird, wie dies umgekehrt z.B. bei lichtaktiven Vögeln der Fall ist (ASCHOFF

und WEVER 1962b). Andererseits ist eine ähnliche Unabhängigkeit der Aktivitätsmenge von der Beleuchtungsstärke bei anderen Poikilothermen bekannt. So gibt GUNN (1940) für *Blatta orientalis* an, daß sich deren Aktivitätsmenge (pro 24 Std) gegenüber verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen weitgehend indifferent verhält: Im LD=156 Imp., im LL=158 Imp., im DD=125 Imp. (letzter Wert nur von einem Exemplar kurz vor dessen Tod). Vgl. hierzu auch die Untersuchungen HOFFMANNs (1960) an *Lacerta*. Im übrigen sind quantitative

Angaben über die Laufaktivität und die Abhängigkeit der Aktivitätsmenge von Beleuchtung und Temperatur im Schrifttum sehr spärlich, so daß ein Vergleich der vorliegenden Ergebnisse auf größerer Basis nicht möglich ist.

d) Das $\alpha:q$ -Verhältnis in Abhängigkeit von der Beleuchtungsstärke. Die Spontanperiode τ läßt sich im Falle der Aktivitätsperiodik in zwei Teilperioden aufteilen, in die Aktivitätszeit (α) und die Ruhezeit (q). Sowohl vom untersuchten Organismus als auch von der Methode der Aktivitätsregistrierung hängt es ab, inwiefern im Einzelfall eine scharfe zeitliche Trennung zwischen Aktivität und Ruhe innerhalb einer Periode möglich ist.

So zeigt etwa das amerikanische Flughörnchen (*Glaucomys volans*) eine scharf von der Ruhezeit abgesetzte Aktivitätsphase, wenn nur die in einer Lauftrammel geleistete lokomotorische Aktivität registriert wird (DE COURSEY 1961). Beim selben Tier erscheinen die beiden Teilperioden weitgehend verwischt, wenn man etwa mit einem Zitterkäfig jede Art von Bewegung registriert (mündliche Mitteilung von ASCHOFF).

Da bei *Tenebrio* nur eine Methode der Aktivitätsregistrie-

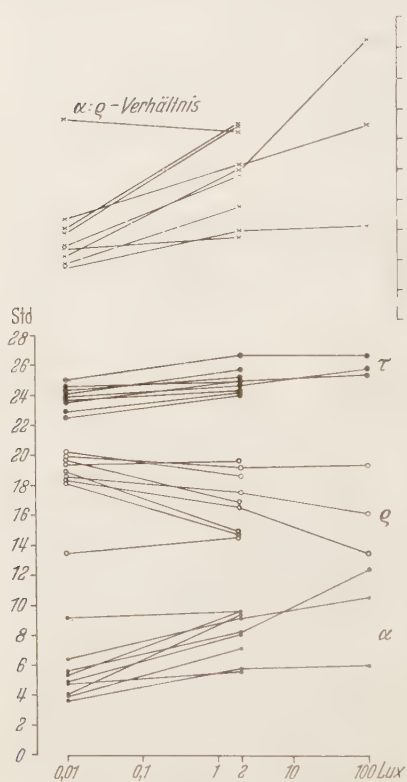


Abb. 9. Die Veränderung der Aktivitätszeit (α) und der Ruhezeit (q) sowie ihrer Summe (τ =Periodenlänge) und ihres Verhältnisses ($\alpha:q$) in Abhängigkeit von der Beleuchtungsstärke (Abszisse) unter konstanten Bedingungen

rung möglich war, läßt sich nicht entscheiden, ob das häufig nicht scharf ausgeprägte Aktivitätsende ein Charakteristikum der Versuchstiere oder der Methode ist. Die Tatsache als solche bedingte eine gewisse Auswahl (s. S. 348).

Auf S. 350ff. wurde die Abhängigkeit der mittleren Periodenlänge τ von der Beleuchtungsstärke dargelegt: Mit zunehmender Beleuchtungs-

stärke wird τ größer (entsprechend einer Verringerung der Frequenz). Betrachtet man τ als Summe der Teilperioden α und ϱ und diese wiederum als voneinander unabhängige Größen, so sollte man erwarten, daß mit zunehmender Beleuchtungsstärke die Ruhezeit eine Tendenz zur Verlängerung, die Aktivitätszeit eine solche zur Verkürzung zeigt, da im LD normalerweise die Lichtzeit der Ruhezeit und die Dunkelzeit der Aktivitätszeit entspricht. Da $\alpha + \varrho = \tau$ insgesamt mit der Beleuchtung anwächst, wäre außerdem zu fordern, daß die Verlängerung von ϱ stärker ist als die Verkürzung von α .

Die Messungen an 9 Versuchstieren ergeben jedoch gerade das Gegenteil: wird die (konstante) Beleuchtungsstärke von 0.01 auf 2 Lux heraufgesetzt, so wird die Aktivitätszeit im Mittel von 5.3 ± 0.56 Std auf $8.0 - 0.52$ Std verlängert. Die Ruhezeit verkürzt sich gleichzeitig von $18.5 - 0.68$ Std auf $16.9 - 0.66$ Std. Aus der Differenz zwischen α -Verlängerung (2.7 Std) und der ϱ -Verkürzung (1.6 Std) resultiert die Zunahme der Gesamtperiode $\tau (\alpha - \varrho)$ mit zunehmender Beleuchtungsstärke, entsprechend $2.7 - 1.6 = 1.1$ Std (vgl. auch Abb. 6). Das Verhältnis $\alpha:\varrho$ nimmt danach mit zunehmender Beleuchtungsstärke von 0.30 ± 0.050 auf 0.49 ± 0.047 , d.h. um etwa 63% zu (Abb. 9 oben).

Diese an 9 Mehlkäfern festgestellte Abhängigkeit von α und ϱ gegenüber der Beleuchtungsstärke setzt sich mit gleicher Tendenz fort, wenn die Beleuchtungsstärke von 2 auf 100 Lux erhöht wird (Abb. 9). Obwohl hierfür nur die Werte von drei Tieren vorliegen, zeigt die qualitative Übereinstimmung, daß diese Werte repräsentativ sind. - Für die Periodenverlängerung mit steigender Beleuchtungsstärke (S. 350ff.) ist also nicht - wie zu erwarten gewesen wäre - die Veränderung der Ruhezeit verantwortlich, sondern die der Aktivitätszeit.

Im vorausgehenden Kapitel wurde gezeigt, daß die Aktivitätsmenge pro 24 Std nicht von der Beleuchtungsstärke abhängig ist. Andererseits stellten wir soeben eine kräftige positive Korrelation der Aktivitätszeit mit der Beleuchtungsstärke fest. Tatsächlich entsteht schon bei Betrachtung der Aktogramme der Eindruck, als verteile sich die gleiche Aktivitätsmenge mit zunehmender Beleuchtungsstärke nur auf einen größeren Zeitraum. Die quantitative Auswertung bestätigt diesen Eindruck. Es wird an anderer Stelle davon noch zu sprechen sein. Hier soll nur darauf hingewiesen werden, daß die Ergebnisse an *Tenebrio* bezüglich des $\alpha:\varrho$ -Verhältnisses nicht mit den Forderungen von ASCHOFF und WEVER (1962b) übereinstimmen. Das $\alpha:\varrho$ -Verhältnis der von diesen Verfassern untersuchten Finken veränderte sich stets gegenläufig zur Periodenlänge (gleichsinnig mit der Frequenz). Diese Gegenläufigkeit von Periodenlänge und $\alpha:\varrho$ -Verhältnis beruht bei den lichtaktiven Finken auf einer relativ stärkeren Abnahme von ϱ gegenüber einer relativ schwächeren Zunahme von α mit ansteigender Beleuchtungsstärke. Das

ebenfalls mit steigender Beleuchtungsstärke zunehmende $\alpha:q$ -Verhältnis von *Tenebrio* hingegen geht mit einer gleichzeitigen Periodenverlängerung einher, wobei diese durch eine relativ stärkere Zunahme von α gegenüber einer relativ schwächeren Abnahme von q bewirkt wird. Während bei den Finken also für die Veränderung von Periodenlänge und $\alpha:q$ -Verhältnis die Reaktion der Ruhezeit die ausschlaggebende Rolle spielt, werden diese Größen bei *Tenebrio* vorwiegend bzw. allein durch das Verhalten der Aktivitätszeit bestimmt.

Zusammenfassend: Sowohl bei den lichtaktiven Finken als auch beim dunkelaktiven Mehlkäfer ist das $\alpha:q$ -Verhältnis positiv mit der Beleuchtungsstärke korreliert, während aufgrund der circadianen Regel ein für licht- und dunkelaktive Organismen gegensätzliches Verhalten zu erwarten gewesen wäre. Erst die genauere Analyse zeigt, daß das nach außen hin gleichsinnige Verhalten des $\alpha:q$ -Verhältnisses auf quantitativ verschiedenen Reaktionen der Teilperioden α und q beruht. Diese Tatsache wiederum macht erst die gegensinnige Beleuchtungsabhängigkeit der Frequenzen — positive Korrelation bei den Finken, negative bei *Tenebrio* — in diesem Zusammenhang verständlich.

2. Der Einfluß der Temperatur

a) Die Spontanfrequenz in Abhängigkeit von der Temperatur. Der Einfluß verschiedener Temperaturen auf die Periodenlänge von *Tenebrio* wurde im DD mit fallender Temperatur untersucht. Aus zwei Versuchsserien stehen die Werte von insgesamt 10 Versuchstieren zur Verfügung. Entsprechend der auf S. 350 erläuterten Methode wurde die mittlere Periodenlänge je Temperaturintervall (über durchschnittlich 10 Tage) mit Hilfe einer die Aktivitätsschwerpunkte verbindenden Geraden ermittelt. Die Mittelwerte aller Tiere pro Temperaturstufe betragen:

$$20^{\circ} = 23:25 \text{ Std} \pm 9 \text{ min}$$

$$25^{\circ} = 23:35 \text{ Std} \pm 10 \text{ min}$$

$$30^{\circ} = 23:25 \text{ Std} \pm 5 \text{ min}$$

$$35^{\circ} = 23:35 \text{ Std} \pm 9 \text{ min}$$

Diese Werte liegen, unter Berücksichtigung ihres mittleren Fehlers, auf einer Geraden, die parallel zur Temperaturachse verläuft. Die Spontanfrequenz im DD wird also von der Temperatur nicht beeinflusst. — In Einzelfällen konnte beobachtet werden, daß auch unter anderen Beleuchtungsverhältnissen die Spontanfrequenz von der Temperatur nicht beeinflusst wird. Das diesbezügliche Material bedarf jedoch der Überprüfung durch ausführliche Versuchsreihen. Im Rahmen der vorliegenden Befunde darf man das endodiurnale System von *Tenebrio*, im Bereich von $20^{\circ} - 35^{\circ} \text{ C}$, als vorzüglich temperaturreguliert bezeichnen. (Über

kurzfristige Temperatureinflüsse und ihre Kompensierung wird auf S. 374 näher eingegangen.)

Ein Aktogrammbeispiel aus einer der beiden Versuchsreihen stellt die Abb. 10 dar. Es wurden im DD die Temperaturen 30°, 25° und 20° C

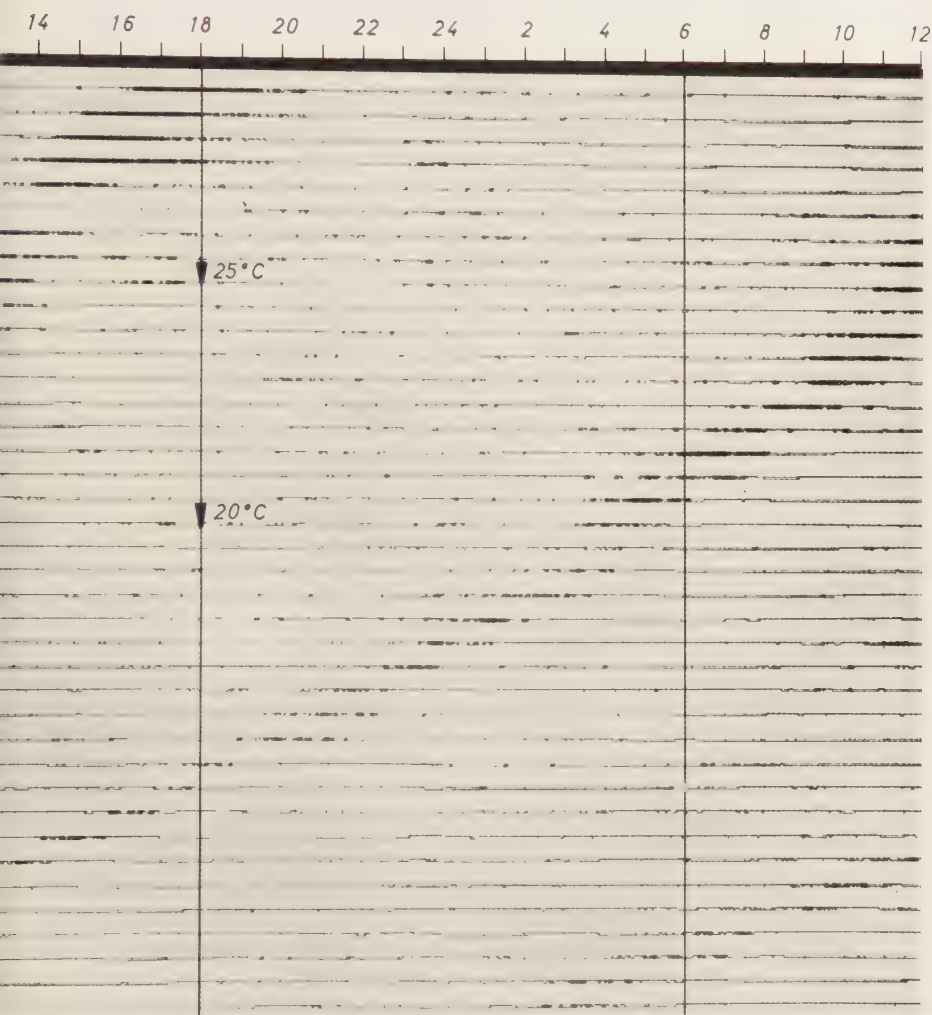


Abb. 10. Aktogrammbeispiel von *Tenebrio* Nr. 83 (Imaginalhäutung 25. 12. 62) vom 7. 3.—14. 4. 63. Versuchsbedingungen: DD mit abnehmender Temperatur (30°—25°—20° C); ▼ = Temperaturwechsel. Die Temperaturänderungen haben keinen erkennbaren Einfluß auf die Spontanfrequenz (Mittlere Periodenlänge = 23:10 Std)

geboten. Die kontinuierlich aufeinanderfolgenden Aktivitätszeiten spiegeln die stabile Spontanfrequenz wider (mittlere Periodendauer

etwa 23:10). Die beträchtlichen Temperaturunterschiede sind für die zeitliche Aufeinanderfolge der Laufaktivität ohne Bedeutung.

b) *Die Phasenwinkeldifferenz in Abhängigkeit von der Temperatur.* Temperatureinflüsse auf die PWD wurden bisher noch nicht untersucht. — Betrachtet man die PWD mit ASCHOFF als eine Funktion der Eigenfrequenz des endodiurnalen Systems, so sollte man nach den Ergebnissen des vorhergehenden Kapitels annehmen, daß die PWD von der Temperatur ebensowenig abhängt wie die Spontanfrequenz. Eine solche Übereinstimmung zwischen PWD und Periodenlänge konnte ja

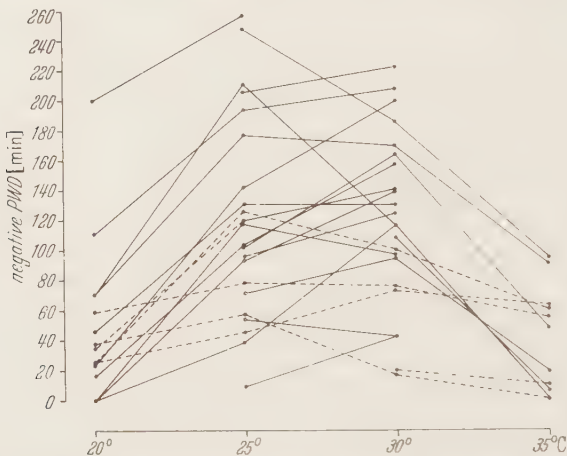


Abb. 11a. Die negative Phasenwinkeldifferenz (Ordinate in Minuten) der einzelnen Versuchstiere in Abhängigkeit von der Temperatur (Abszisse); einmal bei $L=100$ Lux (ausgezogene Linien) und einmal bei $L=400$ Lux (gestrichelte Linien) gemessen. Die starke Streuung im mittleren Temperaturbereich dürfte auf die verschiedene Lage der individuellen Optima zurückzuführen sein

bezüglich des Beleuchtungsflusses auch schon nachgewiesen werden.

Die eingangs gebrachte Abb. 4 (S. 349) zeigt jedoch an einem Beispiel, daß eine solche Unabhängigkeit zwischen Temperatur und PWD nicht besteht: Der Aktivitätsbeginn fällt zunächst bei 20° genau mit dem Zeitpunkt des Licht-Dunkel-Wechsels zusammen ($PWD = 0$), wird dann aber sprunghaft vorverlegt, sobald die Temperatur erhöht wird (negative PWD dieses Beispiels im Mittel etwa 150 min).

Zur quantitativen Ermittlung dieser Abhängigkeit der PWD von der Temperatur wurden drei Versuchsserien mit einem LD von 12:12 Std ($L=160$ Lux) angesetzt: 1. $25^{\circ}-30^{\circ}-35^{\circ}$; 2. $20^{\circ}-25^{\circ}-30^{\circ}$; 3. $20^{\circ}-25^{\circ}-30^{\circ}-35^{\circ}$. Daraus sind von 13 Versuchstieren insgesamt 366 Tageswerte verfügbar. Sie verteilen sich folgendermaßen auf die verschiedenen Temperaturstufen: 63 Tw. bei 20° , 152 Tw. bei 25° , 130 Tw. bei 30° und 21 Tw. bei 35° C. (Für 35° liegen nur so wenige Daten vor, weil bei

dieser hohen Temperatur bereits viele Tiere nach wenigen Tagen sterben.) Die PWD-Mittelwerte je Temperaturstufe sind für jedes Exemplar in Abb. 11a eingetragen: Werte desselben Individuums sind durch Gerade verbunden. — Die gleichen Versuche, ebenfalls mit ansteigender Temperatur (20° – 35° C), wurden bei einem LD von 12:12 Std ($L=400$ Lux) gemacht. Es konnten davon 131 Tageswerte von 6 Exemplaren ausgewertet werden, deren Mittelwerte in Abb. 11a durch gestrichelte Linien miteinander verbunden sind.

Die Ergebnisse aus den beiden LD-Zyklen ($L=100$ und 400 Lux) sind in Abb. 11b zusammengefaßt. Wie aus Abb. 11a zu entnehmen, ist

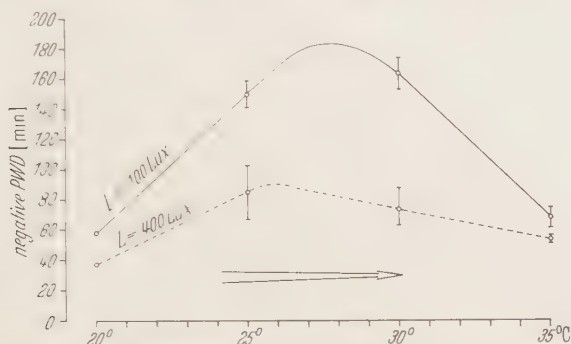


Abb. 11b. Die Temperaturabhängigkeit der negativen Phasenwinkeldifferenz als überindividuelle Mittelwertskurven dargestellt. Die Werte und ihre mittleren Fehler sind nach den Differenzbeträgen zwischen zwei Temperaturstufen berechnet (vgl. Text)

es zweckmäßig, die Veränderung der PWD mit der Temperatur als Quotient (Q_5) zu berechnen, da bei 20° und 35° C PWD-Werte von 0 auftreten, was Quotienten von unendlich bzw. Null ergeben würde. Es wurde daher die absolute Differenz 1 PWD in Minuten je Tier und Temperaturerhöhung um 5° ermittelt. Als Ausgangswert wurde der Mittelwert bei 20° gewählt (58 min bei $L=100$ Lux und 38 min bei $L=400$ Lux). Zu diesem Wert wurde der mittlere Differenzbetrag addiert. Mit den weiteren Werten wurde ebenso verfahren, indem jeweils der vorausgehende Wert als neue Basis gesetzt wurde. Die in Abb. 11b eingetragenen mittleren Fehler beziehen sich also auf den Mittelwert 1 PWD und nicht auf die Absolutwerte, die sich wiederum individuell stark unterscheiden.

Beide Kurven der Abb. 11b stimmen in der Lage ihres Maximums (zwischen 25° und 30°) überein. Auf S. 354 wurde dargelegt, daß die negative PWD bei *Tenebrio* um so kleiner ist, je höher die Beleuchtungsstärke im L ist. Außerdem wurde darauf hingewiesen, daß die beleuchtungsabhängige Differenz der PWD um so größer ist, je größer die absoluten PWD-Werte sind. Diese in einer ganz anderen Versuchsanordnung

aufgetretenen Befunde werden durch die in Abb. 11b dargestellten Ergebnisse bestätigt und erhellt: Die Temperaturkurve der negativen PWD wird mit zunehmender L-Intensität abgeflacht.

c) *Die Aktivitätsmenge in Abhängigkeit von der Temperatur.* Die Untersuchungen von BODENHEIMER und SAMBORSKI (1930) an *Coleopteren* zeigen, daß (diese) Insekten so gut wie keine Temperatur-Regulation besitzen. Bei Ausschluß aktiver Wärmeproduktion folgt „in allen beobachteten Fällen... der Wärmeausgleich völlig einer rein physikalischen Kurve, von der Abweichungen nie beobachtet wurden“. Und: „Eine biologische Temperatur-Regulation durch starke plötzliche Verdunstung findet nicht statt.“ Bei *Scarites eurytus* (Col., Carab.) erfolgt, nach diesen Autoren, der Angleich der Körpertemperatur an die Lufttemperatur, zwischen 19° und 35° C in wasserdampfgesättigter Luft, innerhalb von 7 min, in trockener Luft in etwa 20 min. — Diese Befunde auf *Tenebrio* übertragend, darf man annehmen, daß die Körpertemperatur der Versuchstiere, bis auf vernachlässigbare Differenzen, der Umgebungstemperatur entsprach.

Bei Messungen der lokomotorischen Aktivität in Abhängigkeit von der Temperatur, wie sie hier an *Tenebrio* vorgenommen wurden, ist zweierlei zu bedenken: 1. Die Temperatur wirkt in doppelter Weise auf die Aktivität ein. WEBER (1954) schreibt dazu: „Was die Tätigkeit der Bewegungsorgane betrifft, so ist sie in doppelter Hinsicht von der Temperatur abhängig; denn einmal wird die Muskelkontraktion als solche von der Temperatur beeinflusst, und dann hängt ihre Auslösung von dem Einfluß der Temperatur auf die Tätigkeit des Nervensystems ab.“ — 2. Da die hier verwerteten Messungen der Aktivitätsmenge sich über mehrere Tage erstrecken, muß mit Regulationsvorgängen gerechnet werden. PRECHT (1955) schreibt hierzu: „Auf verhältnismäßig rasche Temperaturänderungen reagieren die Lebewesen im allgemeinen wie tote Systeme... Es hat sich aber gezeigt, daß die Temperatur-Regulationen mit den zu schildernden tiefgreifenden Umstellungen des Stoffwechsels längere Zeit (meistens einige Tage) in Anspruch nehmen.“ (Unter Temperatur-Regulation ist hier selbstverständlich nicht die Regulation der Körpertemperatur gemeint, sondern die Anpassung physiologischer Prozesse an verschiedene Temperaturen, im Sinne von „Akklimation“ oder „Leistungsadaptation“; vgl. hierzu auch HENSEL in PRECHT, CHRISTOPHERSEN und HENSEL 1955, p. 396.)

Die Tageswerte der Aktivitätsmenge von *Tenebrio* zeigen im allgemeinen nach Temperaturänderungen keinen „Gang“, der auf solche langsamen Adaptationen hinweisen würde (Abb. 12). Das neue Niveau wird sehr rasch erreicht und dann recht konstant beibehalten. Zu bedenken ist allerdings, daß der Temperaturangleich in den Versuchskäfigen bis zu 6 Std dauerte, der erste 24-Std-Wert nach der Temperaturänderung dadurch also womöglich gemäßigt ist. Man muß annehmen, daß, falls entsprechende Regulationen mit Auswirkung auf die Aktivitätsmenge vorkommen, diese entweder bereits in den ersten 24 Std oder aber erst nach mehr als 10 Tagen (— mittlere Versuchsdauer) wirksam werden.

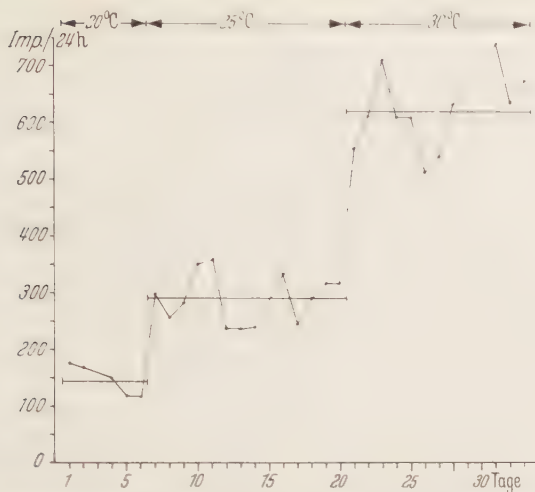


Abb. 12. Die Aktivitätsmenge (Imp./24 Std der Ordinate) in Abhängigkeit von der Temperatur als Tagesmittel von 4 Versuchstieren gegen die Versuchstage (Abszisse) aufgetragen (22. 4.—25. 5. 63). Das neue Niveau (Waagrechte) wird sofort erreicht, Adaptationserscheinungen sind innerhalb der Versuchsdauer (maximal 13 Tage) nicht erkennbar

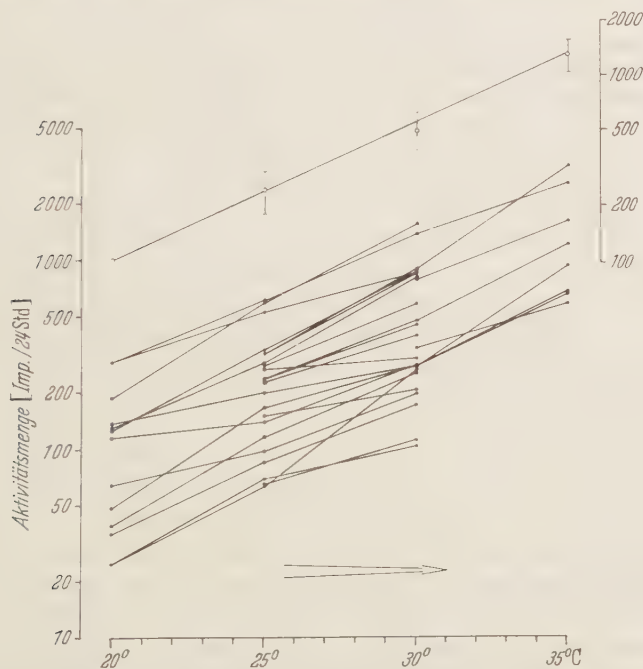


Abb. 13. Die Aktivitätsmenge (Imp./24 Std der logarithmischen Ordinatenskala) von 17 Versuchstieren als Funktion der Temperatur, gemessen im LD (L = 100 Lux). Oben: Zusammenfassung (Kreise der rechten Ordinate zugehörig) aufgrund der Temperaturquotienten (Q_s) berechnet (vgl. Text)

Verschiedene Befunde sprechen jedoch dafür, daß *Tenebrio* überhaupt keine oder nur sehr geringe Regulationsmöglichkeiten des Stoffwechsels (und der Aktivitätsmenge) gegenüber der Temperatur hat. Nach MARZUSCH (1952) unterscheiden sich die Temperaturkurven des Sauerstoffverbrauchs bei *Tenebrio*-Larven nicht, wenn diese an 7° bzw. 25° C adaptiert sind. Eigene Untersuchungen am Sauerstoffverbrauch von *Tenebrio*-Imagines, die vorher bei 20° und 30° C gehalten wurden, stimmen damit überein: Ihre Temperaturkurven unterscheiden sich weder in Verlauf und Höhe noch in der Lage des Maximums. Es ist daher wahrscheinlich, daß auch die Aktivitätsmenge nicht temperatur-reguliert (-adaptiert) ist (Typ 4, nach PRECHT 1955).

Viele Poikilotherme erhöhen ihre lokomotorische Aktivität mit steigender Temperatur so lange, bis sie in Wärmestarre verfallen. Obwohl dieses Verhalten eine außerordentliche Belastung für den Organismus darstellt, ist dessen biologische Zweckmäßigkeit doch leicht einzusehen. Man könnte die starke zusätzliche Aktivität bei sehr hohen Temperaturen als „Flucht-Aktivität“ charakterisieren. In seinen ausführlichen Untersuchungen an *Trialeurodes vaporariorum* (Homopt., Aleurodina) unterscheidet WEBER (1931) zwischen einem Temperaturoptimum „für geordnete Bewegung“ (höchste Schreitgeschwindigkeit) mit langsamem Abfall gegen höhere Temperaturen und einem „Aktivitätsoptimum“ (% fliegende bzw. springende Tiere) mit darauffolgendem schnellem Abfall. WEBER schreibt: „Es ist festzustellen, daß das Optimum für geordnete Bewegungen (29° C) etwa zusammenfällt mit dem Entwicklungsoptimum, daß, mit anderen Worten, das Optimum für Stoffwechselvorgänge im weitesten Sinn die Lage des Optimums für geordnete Bewegungen bestimmt. Die Beweglichkeit dagegen wird durch Temperaturen, die weit über der ‚Behaglichkeitszone‘ gelegen sind, immer noch gesteigert bis nahe zum Eintritt der Wärmestarre und des Wärmetodes.“ Auf ganz anderem Wege konnten hier ähnliche Beobachtungen gemacht werden (vgl. auch S. 369ff.).

Die Temperaturabhängigkeit der Aktivitätsmenge, gemessen in Impulsen pro 24 Std., wurde bei drei verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen geprüft. 1. Im LD = 12:12 Std mit L = 100 Lux; 2. im LD = 12:12 Std mit L = 400 Lux; 3. im DD (= 0,01 Lux).

Es seien zunächst die Verhältnisse im LD (L = 100 Lux) geschildert, wovon aus drei Versuchsreihen 454 Tageswerte von 17 Versuchstieren zur Verfügung stehen. Die Werte verteilen sich folgendermaßen auf die verschiedenen Temperaturstufen: 70 Tw. bei 20°, 174 Tw. bei 25°, 173 Tw. bei 30° und 37 Tw. bei 35° C. Die Versuche dieser Serie wurden alle mit ansteigender Temperatur gemacht. Die je Temperaturstufe gemittelten Aktivitätswerte sind für jedes Individuum in Abb. 13 eingetragen. Die halblogarithmische Darstellung läßt einen sehr einheitlichen Anstieg der Aktivitätsmenge mit steigender Temperatur erkennen, unabhängig von der individuell sehr unterschiedlich ausgeprägten absoluten Aktivitätsmenge („Lauffreudigkeit“). Da hier nur die relative Aktivitätszunahme mit steigender Temperatur interessiert, wurde für die Zusammenfassung der Werte (oberer Teil der Abb. 13) nicht der mittlere Fehler der Absolutwerte, sondern der der Quotienten je Temperatur-

erhöhung um 5°C ($=Q_5$) berechnet. Die 20° -Werte wurden auf 100 normiert. Die so berechneten Mittelwerte liegen auf einer logarithmischen Geraden, d.h. die Aktivitätsmenge steigt zwischen 20° und 35°C mit einem konstanten Koeffizienten (Q -Wert) an (Abb. 13 und Tabelle 2).

Tabelle 2. Die Zunahme der Aktivitätsmenge mit steigender Temperatur (Q_5) für drei verschiedene Beleuchtungsbedingungen

	Temperatur- Quotient $20^{\circ}\text{—}25^{\circ}$	P	Temperatur- Quotient $25^{\circ}\text{—}30^{\circ}$	P	Temperatur- Quotient $30^{\circ}\text{—}35^{\circ}$
DD (0,01 Lux)	$2,22 \pm 0,22$	0,54	$2,10 \pm 0,15$	0,51	$3,09 \pm 0,49$
LD (L=100 Lux)	$2,35 \pm 0,16$	0,28	$2,10 \pm 0,13$	0,15	$2,51 \pm 0,28$
LD (L=400 Lux)	$2,28 \pm 0,43$	0,23	$1,68 \pm 0,25$	0,006	$2,62 \pm 0,29$

Ganz entsprechend verhält sich die Aktivitätsmenge unter anderen Beleuchtungsbedingungen. Aus den LD-Versuchen mit $L=400$ Lux konnten 201 Tageswerte von 10 Versuchstieren ausgewertet werden. Es wurde auch hier mit ansteigender Temperatur gearbeitet. Die Quotienten je Temperaturerhöhung um 5°C sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Im Gegensatz zu den Versuchen bei $L=100$ Lux unterscheiden sich die beiden letzten Werte so, daß ihre Differenz eine schwache statistische Sicherung zuläßt ($P=0,006$). Dies hängt mit den besonderen Verhältnissen bei hohen Temperaturen und hohen Beleuchtungsstärken zusammen, die auf S. 369ff. gesondert behandelt werden.

Schließlich wurde die Temperaturabhängigkeit der Aktivitätsmenge noch im DD, diesmal bei fallender Temperatur, gemessen. Es stehen davon 501 Tageswerte von 15 Versuchstieren zur Verfügung. Die einzelnen Werte entsprechen weitgehend denen der anderen Beleuchtungsverhältnisse. Sie sind im einzelnen der Tabelle 2 zu entnehmen.

Da die Steigungskoeffizienten sich in den verschiedenen Temperaturbereichen nicht wesentlich voneinander unterscheiden, wurden alle Werte einer Beleuchtungsart zusammengefaßt. Es ergeben sich dabei die folgenden mittleren Steigungswerte:

DD (0,01 Lux) $Q_5 = 2,32 \pm 0,16$ ($n=31$)

LD (L=100 Lux) $Q_5 = 2,25 \pm 0,10$ ($n=44$)

LD (L=400 Lux) $Q_5 = 2,18 \pm 0,20$ ($n=19$).

Obwohl die Quotienten der verschiedenen Beleuchtungsgruppen also sehr nahe beieinander liegen, deutet ihre Abnahme mit zunehmender Beleuchtungsstärke doch auf einen möglichen Einfluß hin, den die Beleuchtungsstärke auf die Temperaturabhängigkeit der Aktivitätsmenge haben könnte. (Nach der Formel $Q_{10} = Q_x^{10/x}$ lassen sich die Werte in folgende Q_{10} -Werte umrechnen: DD=5,4; 100 Lux=5,2; 400 Lux=4,8.)

d) *Das $\alpha:q$ -Verhältnis in Abhängigkeit von der Temperatur.* Es wurde bereits gesagt, daß das $\alpha:q$ -Verhältnis bei *Tenebrio* schwer zu bestimmen ist, da das Aktivitätsende bei den meisten Aktogrammen nicht genügend scharf ausgeprägt ist. Für die Untersuchungen des Temperatureinflusses auf das $\alpha:q$ -Verhältnis konnten daher nur fünf Aktogramme verwendet werden: Von zwei Exemplaren bei 20°, 25° und 30° C und von 3 Exemplaren bei 25° und 30° C. Von diesen fünf Versuchstieren stehen 85 Tageswerte zur Verfügung. Alle Versuche

Tabelle 3. Die Abhängigkeit der Aktivitätszeit (α) und der Ruhezeit (q) sowie ihrer Summe (τ) und ihres Verhältnisses ($\alpha:q$) von der Temperatur am Beispiel von fünf Versuchstieren

Zusammenfassung im Text. — Die Pfeile geben die Richtung des Temperaturwechsels an.

	20°	25°	30°
$\alpha =$	2,5	3,1	4,5 Std
	4,1	4,2	4,6 Std
		2,6	3,0 Std
		2,9	4,6 Std
		3,3	4,2 Std
$q =$	20,3	19,8	18,7 Std
	19,8	19,4	19,0 Std
		20,3	20,2 Std
		20,5	19,1 Std
		19,8	19,0 Std
$\tau =$	22,8	22,9	23,2 Std
	23,9	23,6	23,6 Std
		22,9	23,2 Std
		23,4	23,6 Std
		23,1	23,2 Std
$\alpha:q =$	0,12	0,16	0,24
	0,21	0,22	0,24
		0,13	0,15
		0,14	0,24
		0,17	0,22

fanden im DD statt. Drei Tiere wurden bei ansteigender, zwei bei fallender Temperatur untersucht (Pfeile in Tabelle 3).

Die Ergebnisse stimmen in qualitativer Hinsicht in allen Fällen überein. Mit steigender Temperatur nimmt die Aktivitätszeit zu und die Ruhezeit ab. Das $\alpha:q$ -Verhältnis nimmt damit ebenfalls mit steigender Temperatur zu, während die Gesamtperiode (τ), als Summe $\alpha + q$, nahezu konstant bleibt, da der Zunahme von α stets eine nahezu gleich große Abnahme von q entspricht. Diese Konstanz von τ stimmt mit den Ergebnissen von S. 360 ff. überein, wonach τ temperatur-unabhängig ist. Eine genauere quantitative Analyse bzw. statistische Behandlung läßt das geringe Zahlenmaterial nicht zu.

Auf S. 358 ff. wurde die positive Korrelation des $\alpha:q$ -Verhältnisses

mit der Beleuchtungsstärke dargelegt. Wie ebenfalls gezeigt wurde (S. 355 ff.), hat die Beleuchtungsstärke keinen Einfluß auf die Aktivitätsmenge, dagegen einen starken auf die Aktivitätsdauer. Diese Verlängerung der Aktivitätszeit ist stärker als die Verkürzung der Ruhezeit, so daß trotz Gegenläufigkeit der Teilperioden steigende Beleuchtungsstärke schließlich eine Verlängerung der Gesamtperiode bewirkt. Dieser Vorgang läßt sich als ein rein „zeitlicher“ bezeichnen, da nichts verändert wird als die zeitlichen Beziehungen.

Ganz anders beim Temperatureinfluß: Auf S. 364ff. wurde gezeigt, daß die Temperatur einen starken Einfluß auf die Aktivitätsmenge hat. Es ist einleuchtend, daß selbst eine minimale Aktivitätsmenge auf einen (theoretisch beliebig) großen zeitlichen Anteil der Gesamtperiode verteilbar ist. Umgekehrt jedoch kann eine große Aktivitätsmenge nicht in einem beliebig kleinen Zeitraum abgeleistet werden. Stellt man sich den für die Aktivitätsmenge verfügbaren Zeitraum als hauptsächlich von der Beleuchtungsstärke bestimmt vor, so könnte man die Ausdehnung dieses Zeitraumes mit zunehmender Temperatur als sekundäre Folge der Zunahme der Aktivitätsmenge betrachten. Dabei nimmt die Aktivitätsdauer allein auf Kosten der Ruhezeit zu; an der zeitlichen Grundstruktur, d.h. an der Frequenz ändert sich dabei nichts. Die Zunahme des $\alpha:\varrho$ -Verhältnisses, einmal mit steigender Beleuchtungsstärke und einmal mit steigender Temperatur, könnte also auf zwei durchaus verschiedene Mechanismen zurückzuführen sein (s. S. 381).

3. Wechselwirkungen von Licht und Temperatur im synchronisierten Zustand

Auf S. 355ff. wurde die Unabhängigkeit der Aktivitätsmenge von der Beleuchtungsstärke dargelegt. Dieser Tatbestand trifft sowohl für konstante wie für zyklische Beleuchtungsverhältnisse verschiedener Intensitäten zu. Auch verschiedene — innerhalb eines Versuches konstante — Temperaturen ändern an der Beleuchtungs-Unabhängigkeit der Aktivitätsmenge nichts. Eine erstaunliche und unerwartete Ausnahme dieser Regel kann jedoch bei 35° C und einem LD von 12:12 Std (L = 400 Lux) beobachtet werden. Da diese Ausnahmefunde — in Kapitel III 1c nicht behandelt — grundsätzliche Fragen aufwerfen, soll hier genauer darauf eingegangen werden.

In der auf S. 353 geschilderten Versuchsreihe mit ansteigenden Temperaturen und alternierenden LD-Zyklen (L = 100 und 400 Lux) verlief bis zu dem Versuch 30° 400 Lux alles normal: Die Tiere zeigten ihr typisches monophasisches Aktivitätsmuster (mit einem Aktivitätsmaximum zu Beginn der Dunkelzeit). Die Aktivitätsmenge unterschied sich bei gleicher Temperatur aber verschiedenen L-Intensitäten nicht. Dann wurde (mit gleichbleibend L = 400 Lux) die Temperatur nach Einsetzen der Dunkelheit auf 35° C heraufgesetzt. 12 Std später, mit Beginn der Lichtzeit, zeigten alle sieben Versuchstiere eine unerwartete starke Laufaktivität, die zwischen 2 und 5 Std andauerte. Die Höhe dieses zweiten Maximums lag in mehreren Fällen über der des normalen abendlichen Maximums. Das selbe Phänomen trat am nächsten und allen folgenden, insgesamt 10 Tagen der beschriebenen Versuchsbedingungen auf. Am 11. Tag wurde L von 400 Lux auf 100 Lux

herabgesetzt, worauf das morgendliche Aktivitätsmaximum sofort wieder verschwand (s. Abb. 14). Da sich das übrige Aktivitätsmuster mit den verschiedenen Versuchsbedingungen nicht wesentlich änderte, mußte das Verschwinden des morgendlichen Aktivitätsschubes nach Herabsetzen der Beleuchtungsstärke eine Abnahme der gesamten Aktivitätsmenge bewirken. Sie betrug im Mittel von 7 Versuchstieren $44 \pm 5\%$ (gegenüber der vorhergehenden, temperaturbedingten Zunahme von $57 \pm 7\%$ bezogen auf die Aktivitätsmenge bei $35^\circ/400 \text{ Lux} = 100\%$). Die gleichen Versuche wurden später mit anderen Versuchstieren in

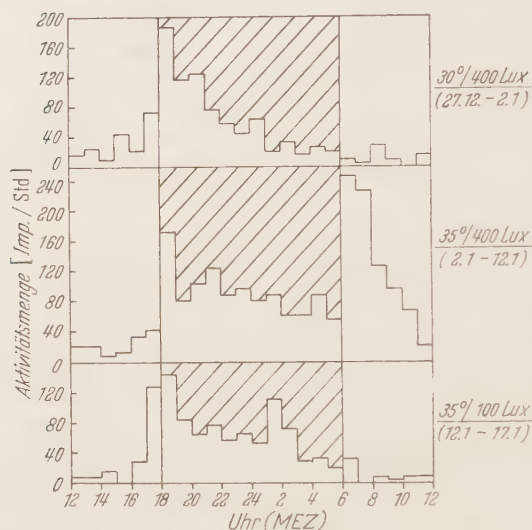


Abb. 14. Die Verteilung der Laufaktivität (Imp./Std der Ordinate) im LD am Beispiel von Versuchstier Nr. 31 (Imaginalhäutung 10. 12. 62). Die eingetragenen Stundenwerte sind Mittelwerte, errechnet aus der gesamten Versuchsdauer gleicher Bedingungen (rechts angegeben). Man beachte das ungewöhnliche zweite Aktivitätsmaximum („Fluchtaktivität“) bei $35^\circ/400 \text{ Lux}$ zu Beginn der Lichtzeit. Dunkelzeit schraffiert (Näheres im Text)

abgeänderter Form wiederholt: Die Temperaturerhöhung von 30° auf 35° C wurde im LD ($L=100 \text{ Lux}$) vorgenommen, was (erwartungsgemäß) ohne Einfluß auf das Aktivitätsmuster blieb. Eine Erhöhung der Beleuchtungsstärke von 100 auf 400 Lux nach 16 Tagen brachte auch hier eine Aktivitätszunahme zu Beginn der Lichtzeit und bestätigte damit die ersten Befunde. Allerdings war der Effekt diesmal wesentlich geringer, was womöglich auf eine „Temperaturadaptation der Lichtempfindlichkeit“ (?) während der 16 Tage zurückzuführen ist.

Auf S. 366 wurde auf die Untersuchungen WEBERS (1931) hingewiesen, nach denen zweierlei Temperaturoptima der Aktivität unterschieden werden können, die der Verfasser als „Optimum für geordnete Bewegung“ und als „Optimum der Beweglichkeit oder Aktivität“ bezeichnete. Speziell diesbezügliche Versuche wurden im Rahmen dieser Arbeit an *Tenebrio* nicht vorgenommen, ein „Optimum für geordnete Bewegung“ daher nicht ermittelt. Auf einem anderen Wege kann jedoch auf die ungefähre Lage eines solchen Optimums geschlossen werden. Nach den Darlegungen WEBERS stimmt das „Optimum für geordnete Bewegung“

des untersuchten Insektes (*Trialeurodes v.*) etwa mit dem Temperaturpräferendum überein. Nach den Untersuchungen von HERTER (1953) an vier Larven und zwei Imagines von *Tenebrio* liegt die Vorzugstemperatur für unsere Art bei 32° C Bodentemperatur¹. Eigene Beobachtungen und Messungen im Substrat der ungleichmäßig erwärmten Zuchten stimmen damit etwa überein: Temperaturen um 28° wurden aufgesucht, solche über 30° gemieden. (Vgl. auch das Optimum der negativen PWD, Abb. 11 b, S. 363.) 35° C liegt also sicher oberhalb des Präferendums von *Tenebrio* und — wenn das übertragen werden darf — oberhalb des „Optimums für geordnete Bewegung“.

Es wurde bereits (S. 366) der Begriff „Fluchtaktivität“ für die starke lokomotorische Aktivität von Insekten bei Temperaturen oberhalb der „Behaglichkeitszone“ verwandt. Die eben geschilderten Befunde sprechen besonders für eine solche Interpretation: Die hohe Temperatur von 35° C allein bewirkt nur die normale, mit der Steigerung des Grundumsatzes zusammenhängende Aktivitätszunahme. Gemeinsam mit der für den dunkelaktiven Mehlkäfer zweifellos hohen Beleuchtungsstärke von 400 Lux wirkt diese Temperatur „fluchtauslösend“. Wenn diese Überlegungen den physiologischen Tatsachen entsprechen, so stellt sich damit die grundlegende Frage nach der Definition des Begriffes Laufaktivität. Müßte man nicht unterscheiden etwa zwischen „normaler Lokomotion“, „Appetenzaktivität“ (Suche nach Versteck, Futter, Geschlechtspartner usw.), „Fluchtaktivität“ u.ä. ? Diese Frage erscheint mir für Untersuchungen an der Aktivitätsperiodik von genereller Bedeutung, besonders dann, wenn man sich mit den Versuchsbedingungen nicht in dem mehr oder minder schmalen „optimalen Bereich“ („Behaglichkeitszone“ nach WEBER) befindet.

Von Interesse in diesem Zusammenhang ist weiterhin die Tatsache, daß bei verschiedenen Insekten eine umweltsbedingte Umkehr von Taxien festgestellt wurde. WEBER (1954) schreibt dazu: „Einen Umschlag der positiven in negative Phototaxis mit steigender Temperatur zeigen Altraupen des Spinners *Malacosoma disstria* bei 35.5°, des Wicklers *Choristoneura fumiferana* bei 37.9° und Altlarven der Blattwespe *Neodiprion banksianae* bei 36.5°.“ Die eigenen, oben geschilderten Befunde an *Tenebrio* weisen mehrere Merkmale eines „lichtaktiven“ Tieres auf, die auf eine solche Umkehr der Phototaxis hinweisen. (Eine deutliche positive Phototaxis konnte ich wiederholt bei *Tenebrio*-Imagines in den Zuchten beobachten, wenn den Tieren längere Zeit die Möglichkeit zur Wasseraufnahme entzogen wurde. PERTUNNEN 1963 hat dieses Verhalten an *Tenebrio* experimentell untersucht.) In diesem Fall würde die Umkehr der Phototaxis nicht allein durch die Temperatur, sondern auch durch die

¹ Nach KREINER (1958) soll für das Präferendum vorwiegend die Luft-Temperatur von Bedeutung sein.

Beleuchtungsstärke bestimmt. In Anbetracht dieser Tatsache erhebt sich die Frage, ob mit einer solchen Umkehr der Phototaxis auch eine Umkehr der circadianen Gesetzmäßigkeiten einhergeht.

Interessanterweise machte HECKROTTE (1960) ganz ähnliche Beobachtungen an der Schlange *Thamnophis radix*. Das Aktivitätsmaximum dieser Art liegt im LD bei 21° C um Mittag, bei 27,7° morgens und abends und bei 31°–35° zu Beginn der Lichtzeit. Es findet sich also auch hier eine temperaturbedingte Phasenverschiebung des Aktivitätsmaximums gegenüber dem Zeitgeberzyklus.

4. „Übergangszyklen“ oder „Transients“

„Übergangszyklen“ (BÜNNING 1963) oder „transients“ (PITTENDRIGH et al. 1958) sind Veränderungen der Periodenlänge nach einem aperiodischen Reiz. Sofern dieser Reiz durch Licht oder Temperatur erzeugt wird, kann er entweder als Übergang von einer konstanten Bedingung zu einer anderen geboten werden, oder als befristete Änderung einer dieser Umweltfaktoren („step and pulse type“ nach PITTENDRIGH and BRUCE 1957). Das Charakteristikum der Übergangszyklen wird bereits durch ihre Bezeichnung ausgedrückt: Die Veränderung der Periodenlänge ist vorübergehend und betrifft nur eine bis wenige Perioden.

Die Übergangszyklen verdienen aus mehrerlei Gründen Beachtung. 1. Aus Größe und Richtung der Periodenänderung sollten sich Rückschlüsse auf die beteiligten (Regulations-)Vorgänge ziehen lassen. 2. Sofern die Art der Periodenänderung von der Phasenlage des Reizes abhängt, kann aus den Ergebnissen auf „Empfindlichkeitsschwankungen“ innerhalb der Periode geschlossen werden. (Solche Darstellungen werden in der englischsprachigen Literatur als „response“-Kurven bezeichnet, vgl. z. B. DE COURSEY 1960, PITTENDRIGH 1960, BÜNNING 1963 u. a.) 3. Bei genauer Kenntnis der Beziehungen zwischen Übergangszyklen nach einem Reiz vom „Stufen“-Typ und der anschließenden Dauerfrequenz sollten sich Aussagen über die Wirkung der veränderten Bedingungen auf die Frequenz schon nach wenigen Perioden — also unter erheblicher Zeitersparnis — machen lassen.

Die mittlere Periodenlänge von *Tenebrio* ist eine Funktion der Beleuchtungsstärke (s. S. 350 ff.): τ nimmt im Mittel um etwa 50 min zu, wenn die Beleuchtungsstärke etwa um den Faktor 100 heraufgesetzt wird. Wie bereits geschildert, wurden diese Werte durch Anlegen einer Geraden durch die Punktefolge der Aktivitätsschwerpunkte gewonnen (vgl. Abb. 5, S. 350). Um nun die mit der Beleuchtungsänderung zusammenhängenden Vorgänge im einzelnen analysieren zu können, wurde für jeden Einzelfall die Dauer der ersten, auf die Beleuchtungsänderung folgenden Perioden ($\tau_0 - \tau_n$) ermittelt. Da sich hierbei herausstellte, daß zwischen den Übergangszyklen nach einer Beleuchtungsänderung zwischen 0,01 und 2 Lux sowie 2 und 100 Lux kein signifikanter Unterschied besteht, wurden die Werte beider Versuchsgruppen gemeinsam behandelt. Die mittlere Periodenlänge bei der Ausgangsbeleuchtungsstärke (bzw. Ausgangstemperatur) wurde als Basis genommen (Niveau 1) und die Abweichungen der Übergangszyklen ($\pm \tau$ in Minuten) von diesem Ausgangswert ermittelt.

Für die Berechnung der Übergangszyklen nach einer Beleuchtungserhöhung standen 29 Werte zur Verfügung. Daraus wurde je Übergangszyklus ($\tau_0 - \tau_3$) ein Mittelwert gebildet. Mit der durch Anlegen einer Geraden (s. oben)

gewonnenen mittleren Periodenlänge nach Beleuchtungsänderung (Niveau 2) wurde ebenso verfahren. Die Abweichungen dieser Mittelwerte von ihrem Bezugswert (Niveau 1) sind in Abb. 15 dargestellt. Es ist daraus ersichtlich, daß die für die

Beleuchtungserhöhung typische Periodenverlängerung (49 ± 6 min) nicht schon im ersten Zyklus nach Beleuchtungswechsel auftritt. Vielmehr schießt der erste Wert im Mittel um 94 min über die neue Periodenlänge (Niveau 2) hinaus. Dies entspricht einer Gesamtverlängerung von τ_0 gegenüber Niveau 1 von $143 \pm 12,6$ min. Die Differenzen sind sowohl zwischen Niveau 1 und τ_0 als auch zwischen τ_0 und Niveau 2, sowie zwischen den beiden Niveaus mit einem $P < 0,0002$ statistisch signifikant. In der Praxis hat dieser, durch die Erhöhung der Beleuchtungsstärke hervorgerufene „overshoot“ eine mittlere Phasenverschiebung (im Sinne einer Verspätung) von durchschnittlich 94 min zur Folge.

Setzt man im umgekehrten Fall die Beleuchtungsstärke um den genannten Faktor herab, so findet man ganz entsprechend zunächst eine starke Verkürzung der ersten Periode (im Mittel -115 ± 24 min) und

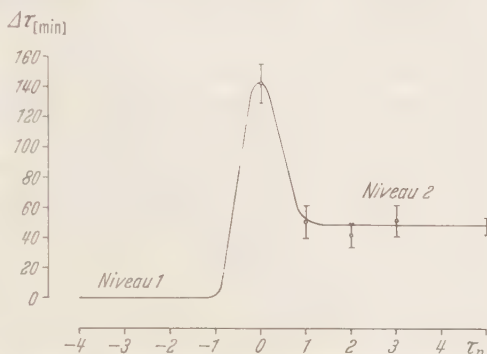


Abb. 15. Die mittlere Abweichung ($\Delta\tau$ in Minuten der Ordinate, „n“ 29) von der vorher gehenden Periodendauer (Niveau 1) der auf eine Beleuchtungserhöhung (etwa 100fach) folgenden Übergangszyklen. Auf der Abszisse sind die aufeinanderfolgenden Perioden (als Indizes von τ nummeriert) aufgetragen. Negatives Vorzeichen - Perioden vor der Beleuchtungserhöhung. τ_0 = erster Übergangszyklus nach der Beleuchtungserhöhung. Die für *Tenebrio* charakteristische Verlängerung der Periode mit zunehmender Beleuchtungsstärke kommt durch die Lage von Niveau 2 zum Ausdruck, das gegenüber Niveau 1 um etwa 50 min verschoben ist

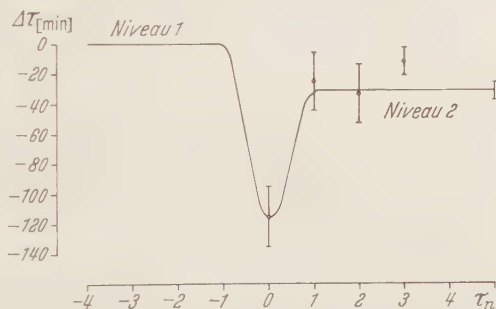


Abb. 16. Die Übergangszyklen nach einer Verminderung der Beleuchtungsstärke (etwa 100fach). Die negativen Minutenwerte auf der Ordinate bedeuten eine Verkürzung der Periodenlänge ($n=7$). — Vgl. Legende zu Abb. 15 und Text

erst dann das Einschwingen auf das neue Niveau (-31 ± 7 min, s. Abb. 16). Obwohl in diesem Fall nur 7 Werte vorlagen und die Differenz zwischen den Niveaus nur 31 min beträgt (vgl. S. 352), ist auch hier eine statistische Sicherung zwischen den im vorigen Abschnitt genannten Werten möglich ($P_1 = 0.0005$; $P_2 = 0.005$; $P_3 = 0.001$). — Eine Beleuchtungsverminderung bewirkt also einen „undershoot“ der Periodenlänge im ersten Übergangszyklus, der insgesamt eine mittlere Phasenverschiebung (im Sinne einer Verfrühung) von 84 min bewirkt.

Ganz anders liegen die Verhältnisse, wenn statt der Beleuchtungsstärke die Temperatur um einen bestimmten Betrag (5°C) herabgesetzt wird. Nach den Ergebnissen von Kapitel III 2a ist die Spontanperiode

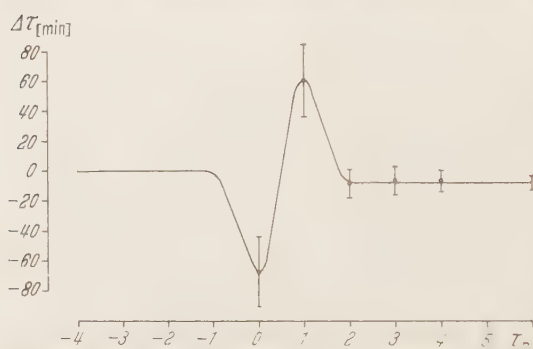


Abb. 17. Die Übergangszyklen nach einer Verringerung der Temperatur um 5°C ($n=13$). — Vgl. Legende zu Abb. 15 und 16 sowie Text

im DD von der Temperatur nicht abhängig. Betrachtet man dagegen die Übergangszyklen, die auf eine Temperaturniedrigung folgen, so sieht man, daß die Temperatur vorübergehend sehr wohl einen Einfluß auf die Periodenlänge haben kann. Abb. 17 zeigt, daß sich zunächst die erste Periode nach Temperaturerniedrigung verkürzt, und

zwar im Mittel ($n=13$) um -67 ± 24 min. Die zweite Periode hingegen schwingt um nahezu den gleichen Betrag (60 ± 25 min) in die entgegengesetzte Richtung; d. h. τ_1 ist um insgesamt etwa 2 Std gegenüber τ_0 verlängert. Erst in der dritten Periode wird das Niveau 2 erreicht, das sich statistisch nicht von Niveau 1 unterscheiden läßt ($P = 0.11$). Die übrigen Differenzen sind — auch wenn teilweise nur schwach — gesichert: Niveau 1 und τ_0 : $P=0.01$; τ_0 und τ_1 : $P=0.001$; τ_1 und Niveau 2: $P=0.01$. — Das Ergebnis dieser temperaturbedingten Periodenänderungen ist eine Phasenverschiebung im ersten Übergangszyklus, die durch eine entsprechende Periodenverlängerung in τ_1 wieder kompensiert wird. Die Spontanfrequenz kehrt nach diesen Störungen wieder auf ihren Ausgangswert zurück. (Die Periodenverkürzung nach einer Temperaturniedrigung ist übrigens der einzige Hinweis auf die „Kaltaktivität“ von *Tenebrio*; vgl. hierzu ASCHOFF 1960).

Die Einwirkungen von Beleuchtungs- und Temperaturänderungen des „Stufen“-Typs auf die Übergangszyklen von *Tenebrio* lassen zwei verschiedene Typen erkennen. 1. Eine Beleuchtungsänderung wirkt sich nur auf die erste Folgeperiode erkennbar aus. Das Vorzeichen dieser

Periodendeformation hängt von der Richtung der Beleuchtungsänderung ab und entspricht dem Vorzeichen der folgenden Frequenzabweichung. 2. Eine Temperaturerniedrigung verändert sowohl τ_0 als τ_1 in etwa gleichem Maße, aber mit jeweils umgekehrtem Vorzeichen. (Für Temperaturerhöhungen liegen nur wenige Werte von Übergangszyklen vor, die auf eine Umkehrung der Kurve von Abb. 17 hindeuten, indem τ_0 verlängert und τ_1 verkürzt wird. Für eine quantitative Auswertung reichen die Daten nicht aus.) — Während im Fall der Beleuchtungsänderung (Typ 1) eine bleibende Phasenverschiebung mit einer anschließenden bleibenden Frequenzabweichung einhergeht, wird nach einer Temperaturänderung (Typ 2) die erste Phasenverschiebung in der zweiten Periode wieder kompensiert, die anschließende Frequenz bleibt unverändert.

Typ 1 der Übergangszyklen wurde bereits verschiedentlich beobachtet. Die Phasenverschiebung nach Beleuchtungsänderungen vom „Stufen“-Typ kann dabei bis zu 12 Std betragen (ROBERTS 1960 an *Blattiden*). Er wurde bei zahlreichen Organismen insbesondere nach Beleuchtungsänderungen festgestellt. Außerdem wurde dieser Typ aber auch nach Temperaturänderungen beobachtet (PARDI und GRASSI 1955, HOFFMANN 1957, EHRET 1959 u. a.).

Typ 2 der Übergangszyklen wurde bisher nur selten und allein nach Temperaturänderungen festgestellt. LEINWEBER (1956) fand bei den tagesperiodischen Blattbewegungen von *Phaseolus* nach mehrstündiger Unterkühlung (0° C) eine mehrstündige Periodenverlängerung (Phasenverspätung), die später wieder kompensiert wurde. BALL und DYKE (1957) stellten gleiches an *Avena*-Coleoptilen fest: Die Verlängerung von τ_0 wurde in τ_1 wieder kompensiert. (Beide Ergebnisse beziehen sich jedoch auf den „pulse-type“, mit befristeter starker Unterkühlung.) Von methodisch vergleichbaren Arbeiten sind mir nur zwei bekannt, die zu gleichen Ergebnissen kommen. PITTENDRIGH und BRUCE (1957) fassen ihre an der Schlüpfperiodik von *Drosophila*populationen beobachteten Ergebnisse wie folgt zusammen: „Following a single step-down perturbation with temperature, the first peak is delayed; following a step-up stimulus, the first peak is advanced. But in both cases the system then resumes its natural period.“ Zu ganz ähnlichen Ergebnissen kommt NAYLOR (1963), der die Aktivitätsperiodik von Krebsen untersuchte.

Es bieten sich für das Phänomen der Übergangszyklen zwei Interpretationsmöglichkeiten an. BÜNNING (1963) schreibt: „Die Temperatur kann sehr wohl direkt einen von der Uhr abhängigen Prozeß... beeinflussen. Diese direkten Einflüsse auf die gesteuerten Vorgänge interferieren mit den möglichen Einflüssen auf die Uhr selber.“ Danach könnte man die Übergangszyklen (ganz oder teilweise) als Phasenverschiebungen des bioperiodischen Vorganges gegenüber dem ihm zugrunde liegenden steuernden System ansehen. Ein entsprechendes 2-Oszillatoren-Modell wurde von PITTENDRIGH et al. (1958) entworfen. So sehr eine solche Erklärung, insbesondere bei den temperaturabhängigen Übergangszyklen vom Typ 2, sich geradezu aufdrängt, so gefährlich erscheint mir grundsätzlich die damit zusammenhängende Notwendigkeit, zwischen der Periodenlänge des gesteuerten Vorganges und der des steuernden Systems zu unterscheiden. (Und was für den Temperatureinfluß gelten soll, kann nicht a priori für den Beleuchtungseinfluß ausgeschlossen

werden.) Da es bisher nicht möglich war, das steuernde System selbst festzustellen und zu messen, gibt es auch keine Möglichkeit, zwischen den circadianen Größen der auftretenden Vorgänge und denen der „inneren Uhr“ zu unterscheiden. Die Theorie einer auch nur gelegentlichen Entkopplung steht im Gegensatz zu den meisten grundlegenden Vorstellungen, die man heute von tagesperiodischen Erscheinungen hat.

Die andere Deutung besteht darin, alle Periodenveränderungen, auch die aperiodischen der Übergangszyklen, als Änderung des endodiuralen Systems selbst anzusehen. Ausführliche theoretische Erwägungen hierzu, sowie ein Vergleich zu dem 2-Oszillatoren-Modell finden sich bei KLOTTER (1960). Eine entsprechende Deutung macht es erst möglich — wie eingangs gefordert —, Rückschlüsse aus den Übergangszyklen in bezug auf die Eigenschaften des steuernden Systems zu ziehen.

Abschließend sei auf vorläufige Versuche hingewiesen, durch Kombinationen von Beleuchtungs- und Temperaturwechsel noch weiter in die Analyse der den Übergangszyklen zugrunde liegenden Mechanismen einzudringen. So wurde an 7 Versuchstieren die Veränderung der Periodenlänge gemessen, nachdem gleichzeitig die Beleuchtungsstärke von DD -0.01 Lux auf LL $+2$ Lux und die Temperatur von 25° auf 30° erhöht worden war. Nach den oben geschilderten Ergebnissen wäre mit einer Summierung der Periodenverlängerungen in τ_0 und möglicherweise mit einer abgeschwächten Verkürzung (gegenüber dem Ausgangswert) in τ_1 zu rechnen gewesen. Tatsächlich ließ das Ergebnis aber keinerlei Unterscheidung gegenüber einer reinen Beleuchtungserhöhung zu.

IV. Diskussion

Grundsätzliche Übereinstimmungen im Verhalten gegenüber Umweltseinflüssen (insbesondere Beleuchtung und Temperatur) machen es wahrscheinlich, daß der endogenen Tagesperiodik wohl aller Organismen zumindest vergleichbare, möglicherweise gleiche Mechanismen zugrunde liegen. Viele diurnale Vorgänge verlaufen in Form einer Schwingung, indem die betreffende Größe (z.B. Körpertemperatur von Homoiothermen) stetig und periodisch ihren Wert ändert. Es liegt daher nahe, auch für solche tagesperiodischen Vorgänge eine stetige periodische Funktion (eines zugrunde liegenden physiologischen Vorganges) anzunehmen, die nach außen nur in einem periodischen Zustandswechsel in Erscheinung treten, wie die Aktivitätsperiodik, bei der man zwischen einer Zeit der Aktivität und einer Zeit der Ruhe unterscheiden kann.

Es wurde in den letzten Jahren wiederholt versucht, die zahlreichen Ergebnisse auf dem Gebiet der Tagesperiodik zu Schwingungsmodellen zusammenzufassen (PITENDRIGH 1960, ASCHOFF und WEVER 1962, BÜNNING 1963 u.a.). Keiner dieser Versuche kann bisher für sich in

Anspruch nehmen, alle Phänomene vereinigen oder gar erklären zu können. Ihr Wert liegt vorzüglich darin, zu neuerlichen vergleichenden Untersuchungen anzuregen. Die Tatsache grundsätzlicher Übereinstimmung tagesperiodischer Gesetzmäßigkeiten (wie sie etwa in der circadianen oder Aschoffschen Regel zusammengefaßt sind, s. S. 342) macht es möglich, auch systematisch weit auseinanderliegende Organismen miteinander zu vergleichen.

Die Untersuchungen an vier Meßgrößen der tagesperiodischen Laufaktivität von *Tenebrio* wurden in Hinblick auf ein von ASCHOFF und WEVER aufgestelltes Oszillator-Modell unternommen, das ebenfalls auf Untersuchungen an diesen vier Größen, ihres Verhaltens gegenüber verschiedenen Beleuchtungsstärken und ihren Beziehungen zueinander beruht. Die eigenen Versuche gehen insofern über die Aschoff-Weversehen Versuche an Finkenvögeln hinaus, als bei *Tenebrio* zusätzlich zu den Beleuchtungseinflüssen noch die Temperatur-Einflüsse auf die verschiedenen Meßgrößen untersucht wurden. Außerdem wurde die Wirkung von Beleuchtungs- und Temperatur-Wechseln auf die Übergangszyklen studiert und Schlußfolgerungen daraus bezüglich der Wirkung dieser Umweltfaktoren auf das endodiurnale System gezogen.

Es seien zunächst die Ergebnisse an *Tenebrio* mit denen von ASCHOFF und WEVER (1962 ff.) an Finken verglichen. Eine schematische, tabellari-sche Übersicht möge zur Veranschaulichung und gleichzeitig als Zusammenfassung der eigenen Ergebnisse dienen.

Zum vollen Verständnis der einzelnen Meßgrößen muß die Kenntnis des Aschoff-Wever-Modelles vorausgesetzt werden. Hier soll nur kurz und stark vereinfachend auf die wichtigsten Vorstellungen dieser Forscher eingegangen werden.

Legt man der Aktivitätsperiodik eine hypothetische periodische Funktion zugrunde, die durch eine Schwelle in zwei Teile zerlegt wird, so kann man sich diese zwei Teile als qualitativ verschiedene Zustände, entsprechend Aktivitäts- und Ruhezeit, vorstellen. Als variable Parameter dieser hypothetischen Schwingung kommen in Frage die Frequenz, die Amplitude und die relative Lage der Schwingung zur Schwelle (Lage des Niveaus oder Gleichwertes). Nach ASCHOFF und WEVER (1962 b) ist die Größe der drei genannten Parameter eine Funktion der Beleuchtungsstärke. Mit zunehmender „Aktivitätsbeleuchtung“ (entsprechend zunehmender Beleuchtungsstärke bei lichtaktiven und abnehmender Beleuchtungsstärke bei dunkelaktiven Organismen) wird das „Erregungs“-Niveau („level of excitement“, ASCHOFF 1960) der Schwingung gegenüber der Schwelle angehoben. Gleichsinnig dazu nimmt die Amplitude und die Frequenz zu. Während sich die Frequenz der Tagesperiodik direkt ermitteln läßt, kann die Lage des Niveaus (relativ zur Schwelle) und die Amplitude nur indirekt, über das zeitliche Verhältnis von Aktivitätszeit zu Ruhezeit — deren Dauer durch die Schnittpunkte der Schwingung mit der Schwelle gekennzeichnet ist — und aus der Aktivitätsmenge ermittelt werden. Die gleiche Beleuchtungsabhängigkeit der Parameter wie unter konstanten Bedingungen ergibt sich für den Zustand der Synchronisation mit einem Zeitgeber. Dabei läßt die Größe der PWD Rückschlüsse auf die (verdeckte, da vom Zeitgeber synchronisierte) Eigenfrequenz des endodiurnalen Systems zu, da die PWD zweier gekoppelter Schwinger vom Verhältnis ihrer Eigenfrequenzen bestimmt wird.

Die Untersuchungen an der Aktivitätsperiodik von Vögeln haben eine gleichsinnige Beeinflussung der drei Parameter durch die Beleuchtungsstärke ergeben (vgl. Tabelle 4): Mit steigender Beleuchtungsstärke nimmt unter konstanten Bedingungen die Spontanfrequenz, die Aktivitätsmenge und das Verhältnis von Aktivitäts- zu Ruhezeit ($\alpha:\varrho$ -Verhältnis) zu. Entsprechendes gilt für zyklische Beleuchtungsverhältnisse, wobei hier die negative PWD, als Indikator für die Eigen-

Tabelle 4. Vergleichende schematische Übersicht über die Abhängigkeit der tagesperiodischen Meßgrößen von der Beleuchtungsstärke bei Finken (lichtaktiv) sowie *Mus*, *Glaucomys*, *Mesocricetus* und *Tyto* (dunkelaktiv)

Die eigenen Ergebnisse an *Tenebrio* stellen in der linken Spalte die Beleuchtungsabhängigkeit, in der rechten die Temperaturabhängigkeit der Meßgrößen dar. Pfeil nach rechts oben bedeutet positive, nach rechts unten negative Korrelation. Doppelpfeil bedeutet Unabhängigkeit.

Gemessene Größe	Lichtakt. Finkenvögel n. ASCHOFF u. WEVER 1962	Dunkelakt. Organismen zit. bei ASCHOFF 1963	Tenebrio	
Frequenz = $1/\tau$	↗	↘	↘	↔
Negative PWD	↗	?	↘	↷
Aktivitätsmenge pro 24 Std	↗	↘	↔	↗
$\alpha:\varrho$ -Verhältnis	↗	↘	↗	↗
— Beleuchtungsstärke —→			Temp. →	

frequenz, zunimmt. Diese Befunde sprechen für eine Kopplung der einzelnen Parameter untereinander. Gegenläufige Veränderungen der verschiedenen Größen wurden nicht beobachtet. Dies führte zu der Zusatzhypothese, daß die Beleuchtung vor allem an einem Parameter (dem Niveau) angreift, wobei die übrigen Parameter, als Abhängige des Niveaus, von der Beleuchtungsstärke indirekt mitbeeinflußt werden (ASCHOFF und WEVER 1962b).

Es stimmen hiermit die Ergebnisse einiger dunkelaktiver Organismen überein (vgl. Tabelle 4, Spalte 2), entsprechend der circadianen Regel, wonach die Spontanfrequenz eines dunkelaktiven Organismus mit zunehmender Beleuchtungsstärke abnimmt. Bei einer Kopplung der Meßgrößen müßten auch negative PWD, Aktivitätsmenge/24 Std und $\alpha:\varrho$ -Verhältnis mit steigender Beleuchtungsstärke abnehmen.

Die an *Tenebrio* gewonnenen Ergebnisse zeigen, daß hier nur die Spontanfrequenz und die negative PWD negativ mit der Beleuchtungsstärke korreliert sind, während die Aktivitätsmenge unabhängig von den Beleuchtungsverhältnissen ist und das $\alpha:\varrho$ -Verhältnis mit steigender Beleuchtungsstärke sogar zunimmt. Auf das Aschoff-Wever-Modell übertragen bedeutet die konstante Aktivitätsmenge eine gegenseitige Änderung von Niveau und Amplitude. Solange dabei das Niveau stets unterhalb der Schwelle bleibt ($\alpha:\varrho$ -Verhältnis kleiner als Eins), kann sich das Niveau gegenseitig zum $\alpha:\varrho$ -Verhältnis ändern (ASCHOFF und WEVER 1962b). Aus Abb. 9 und Tabelle 3 geht hervor, daß bei *Tenebrio* das $\alpha:\varrho$ -Verhältnis nie Eins überschreitet. Das bedeutet, daß trotz gegen-

sinniger Änderung von Frequenz und $\alpha:q$ -Verhältnis die Korrelation zwischen Frequenz und Niveau dem Aschoff-Weverschen Modell entsprechen kann.

Betrachten wir den Einfluß der Temperatur auf die Meßgrößen der Tagesperiodik (ein solcher Einfluß wurde wie gesagt im Zusammenhang mit dem Modell an Vögeln nicht untersucht), so bietet sich hier insofern ein ähnliches Bild, als wiederum die einzelnen Größen *verschieden* reagieren. Während Aktivitätsmenge und $\alpha:q$ -Verhältnis mit steigender Temperatur zunehmen, zeigt die Spontanfrequenz keine Temperaturabhängigkeit. Die negative PWD dagegen weist eine Temperaturfunktion in Form einer Optimumskurve auf. Eine Kopplung der Größen läßt sich also auch im Fall des Temperatureinflusses nicht nachweisen.

Insgesamt betrachtet, weichen die an *Tenebrio* gewonnenen Ergebnisse von der circadianen Regel vor allem durch die Tatsache ab, daß zwischen den einzelnen Meßgrößen offensichtlich keinerlei feste Beziehungen bestehen. Verhalten sich zwei Größen gegenüber der Beleuchtungsstärke gleichsinnig, so weichen sie in ihrem Verhalten gegenüber der Temperatur voneinander ab (Spontanfrequenz und negative PWD) und umgekehrt (Aktivitätsmenge und $\alpha:q$ -Verhältnis).

Bezogen auf das Schwingungsmodell führen diese Befunde zu folgenden Schlußfolgerungen: Bezeichnungen aus der Schwingungslehre für Größen der biologischen Tagesperiodik sind nur dann sinnvoll, wenn sich diese Größen physikalischen Schwingungen entsprechend verhalten. Ergeben sich Diskrepanzen zwischen theoretischer Voraussage und experimentellem Befund, so kann dies nur auf der falschen Wahl entweder (1) der biologischen Meßgröße oder (2) des theoretischen Modells beruhen.

Zu (1): Unter den hier verwendeten Meßgrößen der Aktivitätsperiodik sind Frequenz, Aktivitätsmenge und $\alpha:q$ -Verhältnis unzweideutig und objektiv festlegbar¹. Ganz anders ist es bei der PWD. Wie einleitend (S. 344) dargelegt, müssen die „phasengleichen“ Punkte des Zeitgebers und des bioperiodischen Vorgangs mehr oder weniger willkürlich bestimmt werden. Es ist verständlich, daß die Ergebnisse von der Wahl der Bezugspunkte nicht unabhängig sind, worauf ASCHOFF und WEVER (1962a) bereits ausführlich eingegangen sind. Bei *Tenebrio* sieht es zwar nicht so aus, als würden die Ergebnisse der PWD durch eine andere Wahl der Bezugspunkte grundsätzlich verändert (vgl. Abb. 4), eine solche Möglichkeit soll hier pauschal jedoch nicht ausgeschlossen werden. (Die Überprüfung der Verhältnisse mit anderen Bezugspunkten

¹ Auf allgemeine methodische Schwierigkeiten bei der Bestimmung des $\alpha:q$ -Verhältnisses, wie sie etwa bei Änderungen des Aktivitätsmusters auftreten können, soll hier nicht eingegangen werden.

fällt schwer, da andere Bezugspunkte als der Aktivitätsbeginn auf den Aktogrammen nur selten genau bestimmbar sind.) Nach den vorliegenden Ergebnissen ist jedenfalls die Bezeichnung „Phasenwinkeldifferenz“ für den hier gemessenen zeitlichen Abstand zwischen Aktivitätsbeginn und Beginn der Dunkelzeit wenig sinnvoll, da das Charakteristikum einer PWD im physikalischen Sinne die Beziehung dieser Größe zur Eigenfrequenz des synchronisierten Schwingers ist. Wie die Ergebnisse zeigen, besteht eine solche Beziehung zwischen „PWD“ und Spontanfrequenz in ihrem Verhalten gegenüber der Temperatur nicht. (Die Gründe, deretwegen der Begriff dennoch verwendet wurde, sind auf S. 353 bereits dargelegt worden.)

Das $\alpha:q$ -Verhältnis läßt sich bei *Tenebrio*, wie oben angedeutet, nicht ohne weiteres als Maßstab für die relative Lage des Niveaus zu einer Schwelle verwenden. Im Rahmen des Aschoff-Wever-Modells können hier Aussagen nur im Zusammenhang mit der Aktivitätsmenge gemacht werden. In jedem Fall aber verstoßen die Befunde an *Tenebrio* gegen die circadiane Regel, wonach $\alpha:q$ -Verhältnis und Frequenz stets positiv korreliert sein sollten. Wie gezeigt wurde, ist eine solche Korrelation bei *Tenebrio* weder im Verhalten der beiden Größen gegenüber der Beleuchtungsstärke noch gegenüber der Temperatur zu beobachten (s. Tabelle 4). Unabhängig davon kann aber die Analyse des Verhaltens von Aktivitätszeit und Ruhezeit gegenüber Beleuchtungsstärke und Temperatur dennoch recht aufschlußreich sein (s. S. 368).

Allein gegen die Deutung der Aktivitätsmenge als Maß für die Amplitude ist auch im vorliegenden Fall nichts einzuwenden, da zahlreiche Schwingungen denkbar sind, bei denen Frequenz und Amplitude (wie im vorliegenden Fall) unabhängig voneinander veränderlich sind.

Die andere Möglichkeit (2), die Befunde an *Tenebrio* zu interpretieren, beruht darin, das Schwingungsmodell unberücksichtigt zu lassen und zu versuchen, Gesetzmäßigkeiten im Verhalten der Meßgrößen aufzuzeigen und sie, wenn möglich, mit bekannten physiologischen Vorgängen in Einklang zu bringen. Einfachheitshalber sollen hierfür die teilweise modellbedingten Termini beibehalten werden.

Ein Vergleich der beiden Meßgrößen Spontanfrequenz und Aktivitätsmenge mag hierzu einen Ansatzpunkt bieten. Das gerade gegensätzliche Verhalten beider Größen, gegenüber Veränderungen der Beleuchtungsstärke und der Temperatur, ist auffallend. Während die Spontanfrequenz von der Beleuchtungsintensität sehr stark, von der Temperatur dagegen (wenigstens zwischen 20° und 35° C) nicht abhängt, zeigt die Aktivitätsmenge ein genau umgekehrtes Verhalten: Sie wird von den Beleuchtungsverhältnissen nicht, von der Temperatur dagegen (erwartungsgemäß) stark beeinflusst. Die bekannte Abhängigkeit der

lokomotorischen Aktivitätsmenge poikilothermer Organismen von der Temperatur wird auf eine Steigerung des Stoffwechsels, entsprechend der Van't Hoff'schen Regel, zurückgeführt. Hinzu kommt eine Aktivitätssteigerung des Nervensystems (Innervierung der Muskeln), die ebenfalls auf eine Beschleunigung der chemischen Vorgänge mit steigender Temperatur zurückzuführen sein dürfte (VON BUDDENBROCK 1939, WEBER 1954). Die Zunahme der Aktivitätsmenge bei *Tenebrio* mit steigender Temperatur kann daher als ein überwiegend *metabolischer* Vorgang angesehen werden.

Demgegenüber erinnert die Temperatur-Regulierbarkeit (Unabhängigkeit) der Spontanfrequenz weit weniger an metabolische als an enzymatische Aktivitäten, die bekanntermaßen häufig einen $Q_{10} < 1$ aufweisen (vgl. etwa BULLOCK 1955). Neueste Untersuchungen von APFLEBAUM et al. (1964) an Verdauungsfermenten von *Tenebrio*-Larven bestätigen diese Tatsache neuerlich. (Abnahme der Protease-Aktivität und Konstanz der Amylase-Aktivität bei steigender Temperatur.) Die Beteiligung von Enzymsystemen an tagesperiodischen Vorgängen wurde gerade aus diesem Grunde auch wiederholt postuliert. Die allenthalben zu beobachtende Beleuchtungsabhängigkeit circadianer Abläufe wiederum macht eine Beteiligung nervöser Vorgänge im Zusammenhang mit der Photorezeption wahrscheinlich. — Da die physiologischen Grundlagen der Tagesperiodik aber nach wie vor unbekannt sind, läßt sich das damit zusammenhängende System hier nur als „zeitliches“ oder „periodisches“ dem metabolischen System gegenüberstellen (im Bewußtsein der Tatsache, daß die Adjektive „zeitlich“ und „metabolisch“ auf ganz verschiedenen Ebenen liegen).

Es wäre hiernach also zu unterscheiden zwischen einer „zeitlichen“ (beleuchtungsabhängigen) und einer „metabolischen“ (temperaturabhängigen) Komponente der Aktivitätsperiodik, wobei in der Frequenz die zeitliche (periodische) Komponente — deren physiologische Grundlage unbekannt ist — und in der Aktivitätsmenge die metabolische Komponente zum Ausdruck kommt. Entsprechend kann für *Tenebrio* die Beleuchtung als „chronotropes“ Agens (in Anlehnung an die Terminologie der Herzphysiologie), die Temperatur als „metabolotropes“ Agens bezeichnet werden. Betrachtet man die übrigen Meßgrößen der Aktivitätsperiodik von *Tenebrio* unter diesem Gesichtspunkt, so läßt sich deren Verhalten mehr oder weniger zwanglos auf eine Beteiligung dieser beiden Komponenten zurückführen: Die Abnahme der negativen PWD mit steigender Beleuchtungsstärke entspricht dabei der Abnahme der Spontanfrequenz, wobei die Aktivitätsmenge, da beleuchtungs-unabhängig, an dieser Veränderung nicht teilhat. Umgekehrt sollte mit steigender Temperatur die PWD allein von der ebenfalls steigenden Aktivitätsmenge bestimmt werden, da sich die Frequenz gegenüber der Temperatur indifferent verhält. Tatsächlich steigt die negative PWD zwischen 20° und 25° (30°) auch zunächst an. Ihr Abfall gegen höhere Temperaturen ist möglicherweise mit einem Umschlagen der „normalen“

Aktivität („Optimum für geordnete Bewegung“, WEBER 1931) in eine „Fluchtaktivität“ (vgl. S. 366) in Zusammenhang zu bringen¹. - Die Größe der zeitlichen Differenz zwischen Aktivitätsbeginn und Einsetzen der Dunkelzeit läßt sich für *Tenebrio* also durch das Zusammenwirken einer beleuchtungsabhängigen „zeitlichen“ und einer temperaturabhängigen „metabolischen“ Komponente interpretieren. Das heißt die Größe dieser Differenz kann gegenüber verschiedenen Beleuchtungsstärken als Korrelat der Spontanfrequenz, gegenüber verschiedenen Temperaturen als solches der Aktivitätsmenge angesehen werden.

Entsprechend läßt sich die Beziehung des $\alpha:q$ -Verhältnisses zu Beleuchtungsstärke und Temperatur deuten. Es wurde im Zusammenhang mit den Veränderungen der Aktivitätszeit (α) und der Ruhezeit (q) darauf hingewiesen, daß die Zunahme des $\alpha:q$ -Verhältnisses sowohl mit steigender Beleuchtungsstärke als auch mit steigender Temperatur wahrscheinlich auf ganz verschiedenen physiologischen Wirkungen dieser Umweltfaktoren beruht. Die Verlängerung der Aktivitätszeit mit steigender Beleuchtungsstärke erfolgt ohne jede Veränderung (Zunahme) der Aktivitätsmenge. Man könnte sagen, die gleiche physiologische Leistung (Laufaktivität) wird nur über einen größeren Zeitraum verteilt. Beim temperaturbedingten Anstieg des $\alpha:q$ -Verhältnisses hingegen nimmt auch die Aktivitätsmenge in starkem Maße zu. Da in diesem Falle mit der Zunahme von α die Ruhezeit (q) um den gleichen Betrag verkürzt wird, um den sich die Aktivitätszeit verlängerte, schlossen wir daraus (S. 369), daß der resultierende Anstieg des $\alpha:q$ -Verhältnisses mit steigender Temperatur nur eine sekundäre Folge des Anschwellens der Aktivitätsmenge sei. Die „zeitliche“ oder „periodische“ Grundstruktur, d.h. die Periodenlänge wird davon nicht berührt.

Die Zunahme des $\alpha:q$ -Verhältnisses mit steigender Temperatur kann also zwanglos mit der gleichzeitigen Zunahme der Aktivitätsmenge (d.h. als Beeinflussung der „metabolischen“ Komponente) verstanden werden. Eine Korrelation zwischen der Zunahme des $\alpha:q$ -Verhältnisses mit steigender Beleuchtungsstärke und der gleichzeitigen Zunahme der Periodendauer (Abnahme der Frequenz) dagegen erscheint rein rechnerisch nicht zwingend, da eine Veränderung der Frequenz auch bei gleichbleibendem oder fallendem $\alpha:q$ -Verhältnis möglich wäre.

Eine Unterscheidung zwischen „zeitlicher“ (beleuchtungsabhängiger) und „metabolischer“ (temperaturabhängiger) Komponente der Meßgrößen der Aktivitätsperiodik fällt bei *Tenebrio* besonders leicht, da zum einen die Temperatur-Unabhängigkeit der Frequenz — unter den gegebenen Versuchsbedingungen — sehr gut ausgeprägt ist und zum

¹ Eine ähnliche Optimumskurve wie hier für die negative PWD stellten GUNN and HOFF (1941) an der Aktivitätsmenge des Käfers *Plinus tectus* gegenüber der Temperatur fest.

anderen die Aktivitätsmenge auf Grund der Poikilothermie besonders stark temperaturbedingt ist. Hinzu kommt der unerwartet geringe Einfluß der (untersuchten) Beleuchtungsverhältnisse auf die Aktivitätsmenge. Es kann also, wenigstens theoretisch, durch Variieren der beiden Faktoren Beleuchtungsstärke und Temperatur bald die eine, bald die andere Komponente der Aktivitätsperiodik beeinflußt werden. In der Praxis ist jedoch der Bereich, in dem ein Faktor frei verändert werden kann, sehr gering. Er beschränkt sich auf das mehr oder weniger ausgedehnte „vitale Optimum“ (BODESHEIMER und SCHENKIN 1929). Es konnte gezeigt werden (S. 369 ff.), daß bei einer Umgebungstemperatur von 35° C die Beleuchtungsstärke eines LD-Zyklus ganz einschneidende Veränderungen der Aktivitätsmenge und des Aktivitätsmusters (zeitliche Verteilung der Aktivität) hervorrufen kann. Es ist denkbar, daß eine solche Beeinflussung nicht plötzlich auftritt, sondern unter anderen Bedingungen „kryptisch“ (unterhalb der Meßgenauigkeit) ebenfalls vorhanden ist. Untersuchungen von LOTZ und THIEL (1962) an Stoffwechselvorgängen von *Tenebrio*-Larven und -Puppen weisen in diese Richtung. Die Autoren schreiben: „Der Stoffwechsel wird nicht nur durch die Temperatur als Infrarotstrahlung, sondern auch durch das gesamte optische Spektrum beeinflußt.“ Ähnliches stellte WIESER (1963) an Isopoden fest. (Vgl. auch die zusammenfassende Arbeit von MÜLLER 1964.) Eigene vorläufige Untersuchungen ergaben allerdings für *Tenebrio*-Images keine Beeinflussung des O₂-Verbrauches durch verschiedene Beleuchtungsstärken.

Wie die Aktivitätsmenge von *Tenebrio* nicht pauschal als beleuchtungs-unabhängig bezeichnet werden kann, so wird man auch bezüglich der Temperatur-Unabhängigkeit der Frequenz stärker differenzieren müssen. Wie eine Betrachtung der Übergangszyklen zeigt (S. 372 ff.), kann die Periodendauer kurzfristig recht erheblich von der Temperatur beeinflußt werden. Unter extremen Beleuchtungsbedingungen wäre – in Analogie zu den Verhältnissen bei der Aktivitätsmenge – auch hier ein fortdauernder Einfluß der Temperatur auf die Spontanfrequenz denkbar. – Es wäre also sowohl die sogenannte Temperatur-„Unabhängigkeit“ der Frequenz als auch die Beleuchtungs-„Unabhängigkeit“ der Aktivitätsmenge besser als „Zone ausgeprägter Regulation“ zu umschreiben.

Für das Studium endodiurnaler Systeme erweisen sich besonders die Grenzbereiche physiologischer Bedingungen als aufschlußreich. Hiermit mag die Tatsache in Zusammenhang stehen, daß unter besonderen (i. a. extremen) Bedingungen bestimmte Taxien (Phototaxis, Geotaxis) ihr Vorzeichen ändern können (vgl. S. 371 f.). Eine genaue Analyse der Übergangszyklen sollte in diesem Zusammenhang von besonderem Interesse sein, da Kompensationsvorgänge – die offensichtlich auch dann vorliegen, wenn eine Größe unter verschiedenen Umweltsbedingungen über längere Zeit signifikant unterschiedliche Werte aufweist (vgl.

S. 372 ff.) bei alleiniger Betrachtung langfristiger Mittel naturgemäß nicht in Erscheinung treten. Gerade solche Kompensationsvorgänge sollten aber für die Klärung diurnaler Mechanismen von erheblicher Bedeutung sein. Voraussetzung hierfür ist allerdings die Annahme, daß Übergangszyklen echte Veränderungen des diurnalen Oszillators wiedergeben und nicht nur „Phasenverschiebungen“ des auftretenden Vorganges gegenüber dem zugrunde liegenden System darstellen.

Zusammenfassung

1. Der Einfluß verschiedener Beleuchtungsstärken und Temperaturen auf die Aktivitätsperiodik von *Tenebrio molitor* wurde an vier Meßgrößen untersucht: Spontanfrequenz, Phasenwinkeldifferenz, Aktivitätsmenge, $\alpha:q$ -Verhältnis. Die hierfür notwendige Vorbedingung fortauernder Periodizität und variabler Frequenz unter konstanten Bedingungen (selbsterregte und endogene Rhythmik) ist bei *Tenebrio* gegeben.

2. Die Spontanfrequenz (unter konstanten Bedingungen) sinkt mit zunehmender Beleuchtungsstärke. Im Bereich von 0.01 bis 100 Lux nimmt die Periodenlänge im Mittel um 50 min zu, wenn die Beleuchtungsstärke etwa um den Faktor 100 erhöht wird. Bei einer Verringerung der Beleuchtungsstärke um den gleichen Betrag nimmt die Periodenlänge dagegen nur um etwa 30 min ab. – Gegenüber verschiedenen Temperaturen (20°–35° C) verhält sich die Spontanfrequenz im DD indifferent. (Einzelbeobachtungen weisen auf eine gleiche Temperatur-Unabhängigkeit bei anderen Beleuchtungsstärken hin.)

3. Die negative Phasenwinkeldifferenz (hier: zeitliche Differenz zwischen Aktivitätsbeginn und Einsetzen der Dunkelheit) ist in einem LD = 12:12 Std im Mittel bei L = 100 Lux größer als bei L = 400 Lux. – Gegenüber verschiedenen Temperaturen (20°–35° C) verhält sich die negative Phasenwinkeldifferenz entsprechend einer Optimumskurve mit einem Maximum zwischen 25° und 30° C. Diese Kurve ist bei L = 400 Lux flacher als bei L = 100 Lux.

4. Die Aktivitätsmenge, gemessen in Registrier-Impulsen pro 24 Std, zeigt (im Bereich von 20°–30° C) keine Abhängigkeit von verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen (DD, LL und LD) und -intensitäten. – Von der Temperatur wird die Aktivitätsmenge (weitgehend unabhängig von den jeweiligen Beleuchtungsbedingungen) stark beeinflusst ($Q_{10} \sim 5$).

5. Das Verhältnis Aktivitätszeit zu Ruhezeit ($\alpha:q$ -Verhältnis), gemessen unter konstanten Bedingungen, ist sowohl mit der Beleuchtungsstärke als auch mit der Temperatur positiv korreliert.

6. Die Ergebnisse werden mit einem Oszillator-Modell (Aschoff-Wever) verglichen, das auf Untersuchungen der genannten vier Meßgrößen an lichtaktiven Vögeln beruht. Die daraus abgeleiteten Forde-

rungen bezüglich eines dunkelaktiven Organismus (*Tenebrio*) werden durch die eigenen Befunde nur teilweise erfüllt. Am augenfälligsten weichen die an *Tenebrio* gewonnenen Ergebnisse von dem Modell durch die Tatsache ab, daß keine der vier Meßgrößen wie gefordert mit einer (den) anderen in unbedingter Korrelation steht: Stimmen zwei Größen in ihrem Verhalten gegenüber der Beleuchtungsstärke überein, so unterscheiden sie sich in ihrem Verhalten gegenüber der Temperatur und umgekehrt.

7. Es wird der Versuch unternommen, die Befunde durch das Zusammenwirken zweier biologischer Komponenten zu interpretieren, die als „zeitliche“ (beleuchtungsabhängig) und als „metabolische“ (temperaturabhängig) bezeichnet werden.

8. Als Beispiel für das Zusammenwirken von Beleuchtung und Temperatur werden die besonderen Verhältnisse im LD bei 35° C untersucht. Hierbei löst L=400 Lux einen starken zweiten Aktivitätsschub zu Beginn der Lichtzeit aus, der wieder verschwindet, wenn L auf 100 Lux gesenkt wird. Es wird in diesem Zusammenhang der Begriff „Fluchtaktivität“ diskutiert.

9. Ergänzend zur Analyse der Spontanfrequenz werden die Übergangszyklen (transients) untersucht. Eine etwa 100fache Erhöhung der Beleuchtungsstärke bewirkt eine mittlere Zunahme des 1. Übergangszyklus von mehr als 2 Std. In der 2. Periode beträgt die Verlängerung nur noch etwa 50 min: dieser Wert wird, entsprechend einer bleibenden Frequenzerniedrigung, beibehalten. Eine Verminderung der Beleuchtungsstärke um den gleichen Betrag führt zu einer Verkürzung des 1. Übergangszyklus um etwa 110 min und einer bleibenden Periodenverkürzung ab dem 2. Zyklus von etwa 30 min. — Eine Temperaturerniedrigung um 5° C verursacht im ersten Übergangszyklus eine mittlere Verkürzung (— 60 min) und in der 2. Periode eine etwa gleich große Verlängerung. Ab 3. Periode kehrt die Periodenlänge wieder auf den Ausgangswert zurück. — Diese Befunde werden als Kompensationsvorgänge des endodiurnalen Systems gedeutet.

Summary

1. The effect of the intensity of illumination and of temperature on the diurnal activity of *Tenebrio molitor* was studied through measurements of four parameters: spontaneous frequency, phase-angle difference, amount of activity, and ratio of duration of activity to rest. *Tenebrio* fulfills the required conditions of sustained periodicity and variable frequency (self-sustained and endogenous rhythm).

2. The spontaneous frequency (under constant conditions) diminished with increasing intensity of illumination. When the intensity of illumination was increased by a factor of 100 in the range of 0.01 to 100 lux,

the period was lengthened by 50 minutes on the average. On the other hand, the period decreased by only some 30 minutes when intensity of illumination was lowered by the same factor. — Temperature between 20° and 35° C had no effect on spontaneous frequency in DD. (Isolated observations indicated similar independence of frequency from temperature under other light intensities as well.)

3. The negative phase-angle difference (here: time difference between the start of activity and the beginning of darkness) in LD = 12:12 hours was on the average greater at L = 100 lux than at L = 400 lux. — The negative phase-angle difference reached its maximum between 25° and 30° C within the range of 20° to 35° C. The curve for L = 400 lux is flatter than for L = 100 lux.

4. The amount of activity, measured in impulses per 24 hours in the 20° to 30° C range, was influenced neither by the duration (DD, LL, LD) nor by the intensity of illumination. — Temperature had a strong influence ($Q_{10} \sim 5$) on the amount of activity (largely independent of illumination).

5. The ratio of the duration of activity to rest (α : ϱ -ratio), measured under constant conditions, was positively correlated both to temperature and to illumination intensity.

6. The findings were compared with an oscillator model (Aschoff-Wever) which is based on the above mentioned four parameters in studies on light-active birds. This model's hypothesis concerning dark-active organisms (*Tenebrio*) was only partly confirmed by the present study. In *Tenebrio* the most obvious divergence from the model was that none of the four parameters was (as expected) correlated with one or more of the others: If the measurements of two parameters showed similar behaviour in varying light intensity, they were dissimilar in regard to temperature; and vice versa.

7. The results were interpreted as showing two components, one "temporal" (illumination-determined) and the other "metabolic" (temperature-determined).

8. LD at 35° C provides an example of the joint effect of illumination and temperature. Under these conditions, 400 lux yielded a second peak of activity at the beginning of the light period. The peak disappeared again when L was diminished to 100 lux. In this connection the term "flight activity" is discussed.

9. In addition to analysis of spontaneous frequency, transients were studied. A hundredfold intensification of illumination lengthened the first period by more than two hours. The second period was prolonged by only some 50 minutes. This frequency diminution was maintained, in accordance with the above mentioned dependence of frequency on

illumination. On the other hand, when the light intensity was diminished by a factor of 100, the first transient was shortened by about 110 minutes and subsequent periods by 30 minutes. — A temperature decrease of 5°C shortened the first transient by 60 minutes, and prolonged the second by the same length of time. The length of the third and each following period was the same again as before temperature decrease. — These findings are interpreted as compensatory processes of the endodiurnal system.

Literatur

- APPLEBAUM, S. W., M. JANKOVIC, J. GROZDANOVIC, and D. MARINKOBIC: Compensation for temperature in the digestive metabolism of *Tenebrio molitor* larvae. *Physiol. Zool.* **37**, 90—95 (1964).
- ASCHOFF, J.: Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. *Naturwissenschaften* **41**, 49—56 (1954).
- Tierische Periodik unter dem Einfluß von Zeitgebern. *Z. Tierpsychol.* **15**, 1—30 (1958).
- Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* **25**, 11—29 (1960).
- Gesetzmäßigkeiten der biologischen Tagesperiodik. *Dtsch. med. Wschr.* **88**, 1930—1937 (1963).
- , u. R. WEVER: Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Vögel. *J. Orn.* **103**, 2—27 (1962a).
- , — Aktivitätsmenge und $\alpha:\varrho$ -Verhältnis als Meßgrößen der Tagesperiodik. *Z. vergl. Physiol.* **46**, 88—101 (1962b).
- , — Über Phasenbeziehungen zwischen biologischer Tagesperiodik und Zeitgeberperiodik. *Z. vergl. Physiol.* **46**, 115—128 (1962c).
- BALL, N. G., and I. J. DYKE: The effects of decapitation, lack of oxygen, and low temperature on the endogenous 24-hour rhythm in the growthrate of *avena* coleoptile. *J. exp. Bot.* **8**, 323—338 (1957). Zit. bei SWEENEY and HASTINGS 1960.
- BODENHEIMER, F. S., u. K. SAMBURSKI: Über den Wärmeausgleich bei Insekten. *Zool. Anz.* **86**, 208—211 (1930).
- und D. SCHENKIN: Über die Temperaturabhängigkeit von Insekten. I. Über die Vorzugstemperatur einiger Insekten. *Z. vergl. Physiol.* **8**, 1—15 (1929).
- BUDDENBROCK, W. v.: Grundriß der vergleichenden Physiologie, Bd. II, S. 580. Berlin 1939.
- BÜNNING, E.: Die physiologische Uhr, 2. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1963.
- BULLOCK, T. H.: Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. *Biol. Rev.* **30**, 311—342 (1955).
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L.: Photoperiodism and geotaxis in *Tenebrio molitor* L. *Proc. roy. ent. Soc. (London)* **28**, 117—132 (1953).
- COURSEY, P. DE: Daily light sensitivity rhythm in a rodent. *Science* **131**, 33—35 (1960).
- Effect of light on the circadian activity rhythm of flying squirrel. *Z. vergl. Physiol.* **44**, 331—354 (1961).
- EHRET, C. F.: Photobiology and biochemistry of circadian rhythms in nonphotosynthesizing cells. *Fed. Proc.* **18**, 1232—1240 (1959).

- GUNN, D. L.: The daily rhythm of activity of the cockroach *Blatta orientalis*. J. exp. Biol. **17**, 267—277 (1940).
- , and H. S. HOFF: The biology and behaviour of *Ptinus tectus* Boie. (Coleopt., *Ptinidae*) a pest of stored products. II. The amount of locomotor activity in relation to experimental and to previous temperatures. J. exp. Biol. **18**, 278—289 (1941).
- HALBERG, F.: Physiologic 24-hour periodicity; general and procedural considerations with reference to the adrenal cycle. Z. Vitamin-, Hormon- u. Fermentforsch. **10**, 225—296 (1959).
- HECKROTTE, C.: The effect of environmental factors on the locomotor activity of the plains garter snake (*Thamnophis radix radix*). Ph. D. Thesis University of Illinois 1960. Zit. bei SWEENEY and HASTINGS 1960.
- HERTER, K.: Der Temperatursinn der Insekten, S. 87 und 114. Berlin 1953.
- HOFFMANN, K.: Über den Einfluß der Temperatur auf die Tagesperiodik bei einem Poikilothermen. Naturwissenschaften **44**, 358 (1957).
- Versuche zur Analyse der Tagesperiodik. I. Der Einfluß der Lichtintensität. Z. vergl. Physiol. **43**, 544—566 (1960).
- Zur Beziehung zwischen Phasenlage und Spontanfrequenz bei der endogenen Tagesperiodik. Z. Naturforsch. **18b**, 154—157 (1963).
- KLOTTER, K.: Theoretical analysis of some biological models. Cold Spr. Symp. quant. Biol. **25**, 189—196 (1960).
- KREINER, J.: Some remarks on Herters thermopreferendum apparatus. Acta Biol. exp. **18**, 29—37 (1958).
- LEINWEBER, F. J.: Über die Temperaturabhängigkeit der Periodenlänge bei der endogenen Tagesrhythmik von *Phaseolus*. Z. Bot. **44**, 337—364 (1956).
- LOTZ, R., u. N. THIEL: Analyse der Wirkung von Außenfaktoren auf den Stoffwechsel von *Tenebrio molitor*. Naturwissenschaften **49**, 378—379 (1962).
- MARZUSCH, K.: Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen bei Insekten unter besonderer Berücksichtigung winterschlafender Kartoffelkäfer. — Z. vergl. Physiol. **34**, 75—92 (1952).
- MCCLUSKEY, E. S.: Daily rhythms in male harvester and argentine ants. Science **128**, 536—537 (1958).
- MÜLLER, H. J.: Autökologie terrestrischer Wirbelloser. Der Faktor Licht. Fortschr. Zool. **16**, 500—523 (1964).
- NAYLOR, E.: Temperature relationships of the locomotor rhythm of *Carcinus*. J. exp. Biol. **40**, 669—679 (1963).
- PARDI, L., u. M. GRASSI: Experimental modification of direction-finding in *Talitrus saltator*. Experimentia (Basel) **11**, 202—205 (1955).
- PERTUNNEN, V.: Effect of desiccation on the light reactions of some terrestrial arthropods. Ergebn. Biol. **26**, 90—97 (1963).
- PITTENDRIGH, C. S.: On temperature independence in the clock system controlling emergence time in *Drosophila*. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **40**, 1018—1029 (1954).
- Circadian rhythms and the circadian organization of living systems. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. **25**, 159—185 (1960).
- , and V. BRUCE: An oscillator model for biological clocks. Rhythmic and synthetic processes in growth, p. 75—109. Princeton: Princeton Univ. Press 1957.
- , and P. KAUS: On the significance of transients in daily rhythms. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **44**, 965—973 (1958).
- PRECHT, H., J. CHRISTOPHERSEN u. H. HENSEL: Temperatur und Leben. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1955.
- RENNER, M.: Der Zeitsinn der Arthropoden. Ergebn. Biol. **20**, 127—158 (1958).

- ROBERTS, S. K. DE F.: Circadian activity rhythms in cockroaches. I. The freerunning rhythm in steady state. *J. cell. comp. Physiol.* **55**, 99—110 (1960).
- SCHAUFUSS, C.: Calwers Käferbuch, 6. Aufl., Bd. II, S. 815. Stuttgart 1916.
- SWEENEY, B. M., and J. W. HASTINGS: Effects of temperature upon diurnal rhythms. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* **25**, 87—104 (1960).
- SZYMANSKI, J. S.: Eine Methode zur Untersuchung der Ruhe- und Aktivitätsperioden bei Tieren. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **158**, 343—385 (1914).
- WAGNER, K. W.: Schwingungen und Wellen. Wiesbaden 1947.
- WEBER, H.: Lebensweise und Umweltbeziehungen von *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (*Homoptera-Aleurodina*). *Z. Morph. Ökol. Tiere* **23**, 575—753 (1931).
- Grundriß der Insektenkunde, 2. Aufl., S. 371. Stuttgart 1954.
- WEVER, R.: Zum Mechanismus der biologischen 24-Std-Periodik. *Kybernetik* **1**, 139—154 (1962).
- Zum Mechanismus der biologischen 24-Std-Periodik. II. Der Einfluß des Gleichwertes auf die Eigenschaft selbsterregter Schwingungen. *Kybernetik* **1**, 213—231 (1963).
- WIESER, W.: Parameter des Sauerstoffverbrauches. II. Die Wirkung von Temperatur, Licht und anderen Haltungsbedingungen auf den Sauerstoffverbrauch von *Porcellio scaber* (*Isopoda*). *Z. vergl. Physiol.* **47**, 1—16 (1963).

MICHAEL LOHMANN,
Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie,
8131 Erling-Andechs

LEBENS LAUF

Als Sohn des Dr. Karl Lohmann und seiner Ehefrau Ottilie Hoffbauer wurde ich, als zweites von drei Kindern, am 19. 8. 1933 zu Berlin geboren. Nach einem kurzen Besuch der Volksschule in Berlin siedelten wir nach Marquartstein/Oberbayern über, wo ich die Volksschule und anschließend die Oberschule besuchte. Von 1951—54 war ich Schüler der Freien Waldorfschule in Stuttgart, wo ich 1954 das Abitur machte. Anschließend absolvierte ich eine zweijährige Buchhändlerlehre in Bonn. 1956 begann ich zunächst ein philosophisch-kunstgeschichtliches Studium an der Universität München. 1957 wechselte ich in die naturwissenschaftliche Fakultät über und studierte Zoologie, Botanik, Chemie und Geographie.

